

LA FACETA ARTICULAR INFERIOR ÚNICA DEL ASTRÁGALO

DE ALGUNOS MAMÍFEROS, NO ES UN CARÁCTER PRIMITIVO

POR

FLORENTINO AMEGHINO.

En la mayor parte de los mamíferos placentarios conocidos, el astrágalo descansa sobre el calcáneo por medio de dos facetas articulares, una externa llamada « ectal » y la otra interna que lleva el nombre de « sustentacular ». Estas dos facetas, están separadas por un surco profundo, el cual conjuntamente con uno opuesto entre las facetas correspondientes del calcáneo constituyen un canal en el cual se aloja el ligamento interóseo del seno del tarso.

Según la definición corriente en zoología desde hace tres cuartos de siglo, el astrágalo de los marsupiales difiere del mismo hueso de los placentarios, por asentar encima del calcáneo por medio de una sola faceta articular en vez de dos.

Se dió á esta diferencia tanta importancia que Blainville, Waterhouse y Gervais colocaron el antiguo género *Hyaenodon* entre los placentarios, fundándose principalmente en la presencia en el astrágalo de las dos facetas inferiores para la articulación con el calcáneo. También desde entonces y hasta ahora se considera la presencia de la faceta articular inferior única del astrágalo de los marsupiales como un carácter primitivo.

En 1895¹, con motivo del descubrimiento del astrágalo del *Pyrotherium*, que presenta una sola faceta articular inferior, traté de determinar cuáles eran los caracteres primitivos del astrágalo de los mamíferos; entre esos caracteres, supuestos primitivos, incluí el de una sola faceta articular inferior para el calcáneo.

Poco tiempo después empezaba á dudar. Me sorprendía que los esparasodontes (*Sparassodonta*), que tanto parecido presentan con

¹ AMEGHINO F. *Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Pyrotherium*, en *Bol. Inst. Geog. Arg.* t. xv, p. 621, a. 1895.

los marsupiales, tuvieran todos un astrágalo con dos facetas articulares inferiores bien separadas. Mayor sorpresa me causó el descubrimiento de que los antiguos microbioterios y los plagiaulacoides tuvieran también el astrágalo con dos facetas inferiores en vez de una como era de esperar en vista de grupos que precisamente representan los tipos antecesores de los actuales marsupiales.

Ultimamente, con motivo del estudio que hice sobre la perforación astragaliana¹, tuve la oportunidad de examinar los astrágalos de los principales tipos de mamíferos, y me he convencido con pruebas evidentes, de que la faceta articular inferior única del astrágalo de algunos marsupiales y otros mamíferos, no es una conformación primitiva, sino un carácter de evolución avanzada, adquirido independientemente en distintos grupos y en distintas épocas.

Para dejar esto establecido de una manera definitiva voy á pasar en rápida revista los principales tipos que presentan la faceta única, comparándolos con las formas más próximas que la presentan doble.

Sarcoboros.

Como ya tuve ocasión de decirlo repetidas veces, este superorden reúne los carnívoros placentarios y los carnívoros marsupiales ó poliprotodontes, pues tomando en cuenta las formas extinguidas, la transición de unos á otros es perfecta y continua.

La afirmación de que los marsupiales poseen un astrágalo con una sola faceta articular inferior es una generalización errónea, pues resulta, que este carácter solo se le encuentra en las formas australianas; los géneros americanos presentan invariablemente dos facetas articulares inferiores.

Para que sirva como término de comparación acompaño el dibujo del astrágalo de un sarcoboro placentario, el *Smilodon populator* (fig. 1) con las dos facetas articulares inferiores perfectas y bien separadas.

El cuerpo del hueso posee una troclea *tr* fuertemente arqueada de adelante hacia atrás, seguida en la parte posterior de una per-

¹ AMEGHINO F. *La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo*, en *An. Mus. Nac. B. A.*, ser. 3ª, t. iv, pp. 349 á 460, a. 1904.

foración astragaliana *o* y de un gran puente *p* que descende hacia abajo en forma de cresta transversal; colocando el astrágalo encima del calcáneo, la mencionada cresta queda atrás del límite pos-

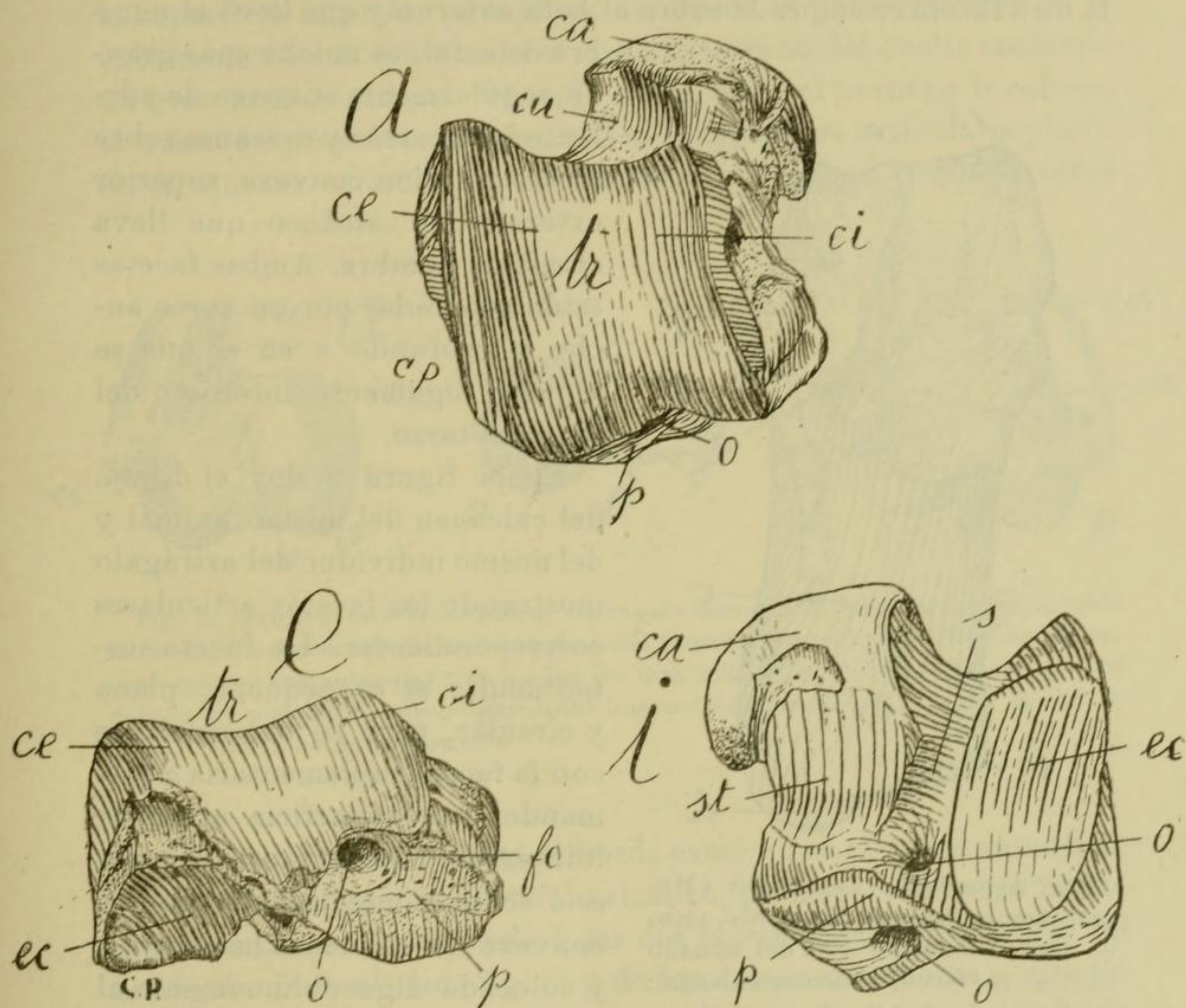


Fig. 1. ¹ *Smilodon bonaerensis* (Muñiz) Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. *ca*, cabeza del astrágalo; *cu*, cuello; *tr*, tróclea; *ce*, cóndilo externo; *ci*, cóndilo interno; *o*, perforación astragaliana; *p*, puente; *fo*, fosa ligamental; *ec*, faceta ectal; *st*, faceta sustentacular; *s*, surco ligamental del seno del tarso. Parte más superior de la formación pampeana (horizonte lujanense).

terior de las facetas articulares superiores de este último hueso. Visto de abajo, el astrágalo muestra dos grandes facetas articulares dispuestas con su eje mayor en dirección antero-posterior y

¹ Todas las figuras de esta memoria han sido dibujadas directamente de los originales, unas por el distinguido naturalista del Museo Nacional señor Juan Brèthes, y las restantes por el joven artista señor Carlos F. Pendola.

casi paralelas; de estas dos facetas, la interna ó sustentacular *st* es plana y horizontal hacia adelante, pero se prolonga atrás sobre la cara anterior de la cresta transversal, descende hacia abajo y descansa sobre la apófisis interna ó sustentacular del calcáneo; la otra faceta *ec* colocada sobre el lado externo y que lleva el nom-

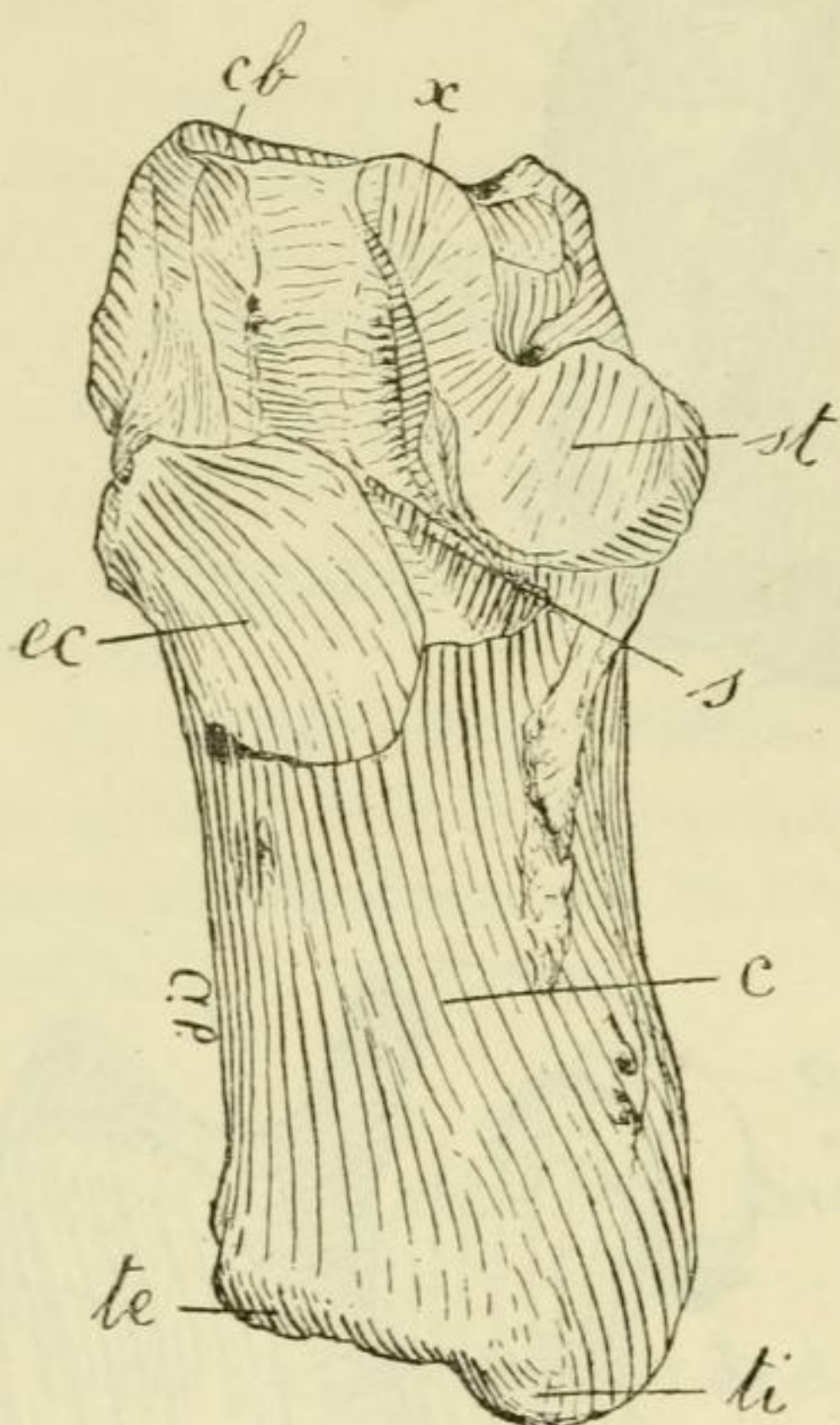


Fig. 2. *Smilodon bonaerensis* (Muniz) Amgh. Calcáneo izquierdo, visto de arriba, reducido á $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. *cb*, faceta articular cuboidal; *ec*, faceta ectal; *st*, faceta sustentacular; *x*, faceta articular suplementaria; *s*, surco del seno del tarso; *c*, cuerpo del calcáneo; *ti*, tuberosidad interna; *te*, tuberosidad externa. Parte más superior de la formación pampeana (horizonte lujanense).

bre de ectal, es mucho más grande, regularmente cóncava de adelante hacia atrás y descansa sobre la articulación convexa superior externa del calcáneo que lleva el mismo nombre. Ambas facetas están separadas por un surco ancho y profundo *s* en el que se aloja el ligamento interóseo del seno del tarso.

En la figura 2 doy el dibujo del calcáneo del mismo animal y del mismo individuo del astrágalo mostrando las facetas articulares correspondientes. La faceta sustentacular *st* es pequeña, plana y circular, pero se une adelante con la faceta suplementaria *x* formando una superficie articular ininterrumpida. La faceta externa *ec* ó ectal es mucho más grande, convexa de adelante hacia atrás y colocada algo oblicuamente al eje longitudinal del hueso. Ambas facetas articulares están separadas por un surco ancho *s*, que corresponde al mismo del astrágalo y juntos forman el canal interóseo del seno del tarso.

Como tipo del astrágalo con una sola faceta articular inferior podemos tomar el del género australiano *Dasyurus* (fig. 3) que es á la vez el tipo del suborden de los *Dasyura*. El cuerpo del hueso es corto y ancho, muy bajo, como deprimido, con una troclea *tr* casi plana transversalmente pero bastante convexa de adelante hacia atrás. La parte posterior es como truncada y con una cresta transversal descendente que lleva una perforación astragaliana *o*

de tamaño bastante considerable. Esta cresta transversal constituye el puente *p* y sobresale detrás de las facetas articulares correspondientes del calcáneo. La cabeza del astrágalo es corta y pequeña, enanchándose hacia atrás hasta el cuerpo del hueso; además, la superficie articular para el escafoides de la parte anterior de la cabeza, da vuelta sobre todo el costado interno del cuello trazando un gran arco de círculo. Visto de abajo, entre el puente y la cabeza, el hueso no presenta más que una sola superficie articularia plana, *ec*, *st*, que se extiende transversalmente desde el pequeño surco

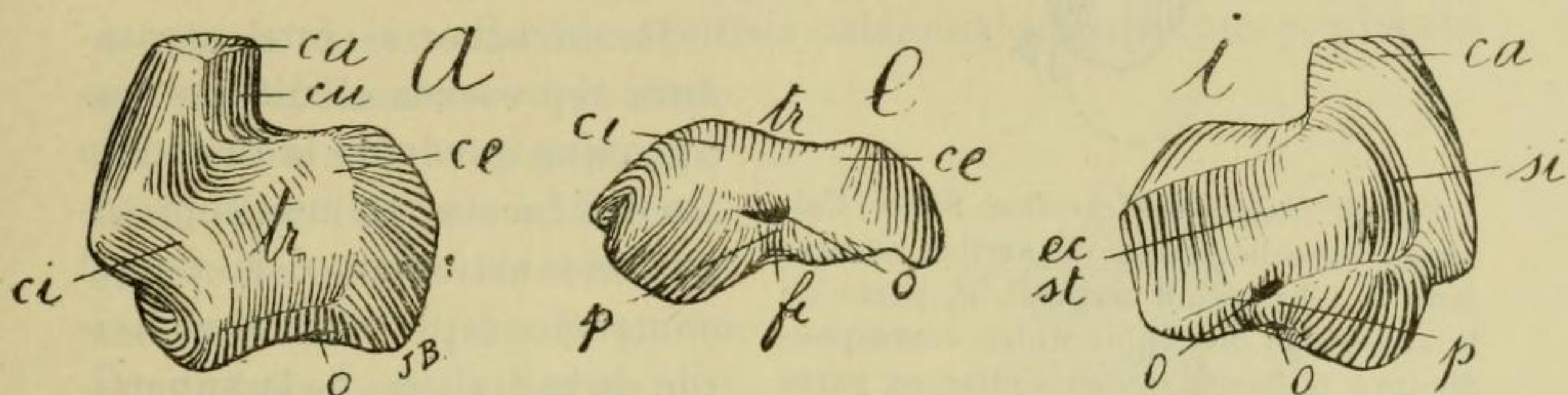


Fig. 3. *Dasyurus viverrinus* Shaw. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{3}{1}$ del tamaño natural. *ec*, *st*, facetas articulares ectal y sustentacular fusionadas en una sola; *fi*, corredera del flexor por debajo del puente; *si*, surco ligamental interno. Las demás letras como en la figura 1. Epoca actual. Australia.

ligamental interno *si*, hasta el borde externo; es por esta superficie que el hueso descansa sobre el calcáneo, de manera que esa faceta articular única corresponde á las dos facetas separadas, *ec*, *st*, del astrágalo de *Smilodon* (fig. 1) y de los demás sarcoboros placentarios. Del surco *s* del seno del tarso tan desarrollado en el astrágalo del *Smilodon*, sobre el de *Dasyurus* no se ve el menor vestigio.

De acuerdo con esta conformación del astrágalo, el calcáneo (fig. 4) también presenta una superficie articular superior única que se extiende en dirección transversal partiendo del borde externo para concluir en el borde interno encima de la apófisis interna que en los mamíferos placentarios lleva la faceta articular sustentacular. Es claro que esta faceta articular única del calcáneo de *Dasyurus* representa las dos facetas articulares ectal *ec* y sustentacular *st* del calcáneo de *Smilodon* (fig. 2).

Sin embargo, en el calcáneo de *Dasyurus*, fijándonos bien en el contorno de esta superficie articular única, vemos que la regularidad de su contorno se encuentra interrumpida hacia atrás por la

pequeña entrada ó escotadura *e*), la cual representa evidentemente un vestigio de la entrada proximal del surco del seno del tarso;

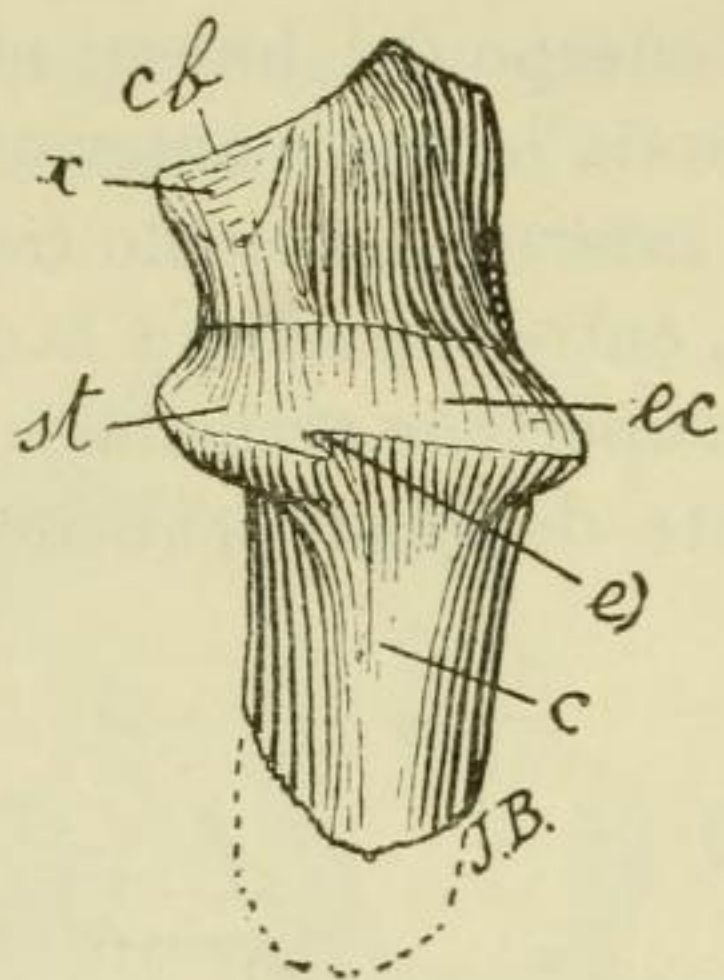


Fig. 4. *Dasyurus viverrinus* Shaw. Calcáneo derecho, visto de arriba, aumentado $\frac{3}{1}$ del tamaño natural. *st*, parte de la superficie articular única correspondiente á la faceta sustentacular; *ec*, parte de la superficie articular única correspondiente á la faceta ectal; *e*), último vestigio de la entrada proximal del surco del seno del tarso. Las demás letras como en la figura 2. Epoca actual. Australia.

esta escotadura divide la extremidad posterior de la gran faceta articular transversal en dos partes, una externa y la otra interna, las cuales, tanto por la posición como por la forma que afectan, representan las dos facetas *st* y *ec* del calcáneo de *Smilodon*.

Resta saber si esta escotadura representa el último vestigio que queda de la fusión de las dos facetas en una sola superficie articular, ó si por el contrario, representa el principio de la división de la superficie articular única en dos facetas distintas. Es lo que vamos á tratar de averiguar por medio de una comparación con los otros sarcoboros, particularmente con aquellos que más próximos se encuentran de los tipos australianos.

Los más próximos á los *Dasyuridae* australianos son los *Didel-*

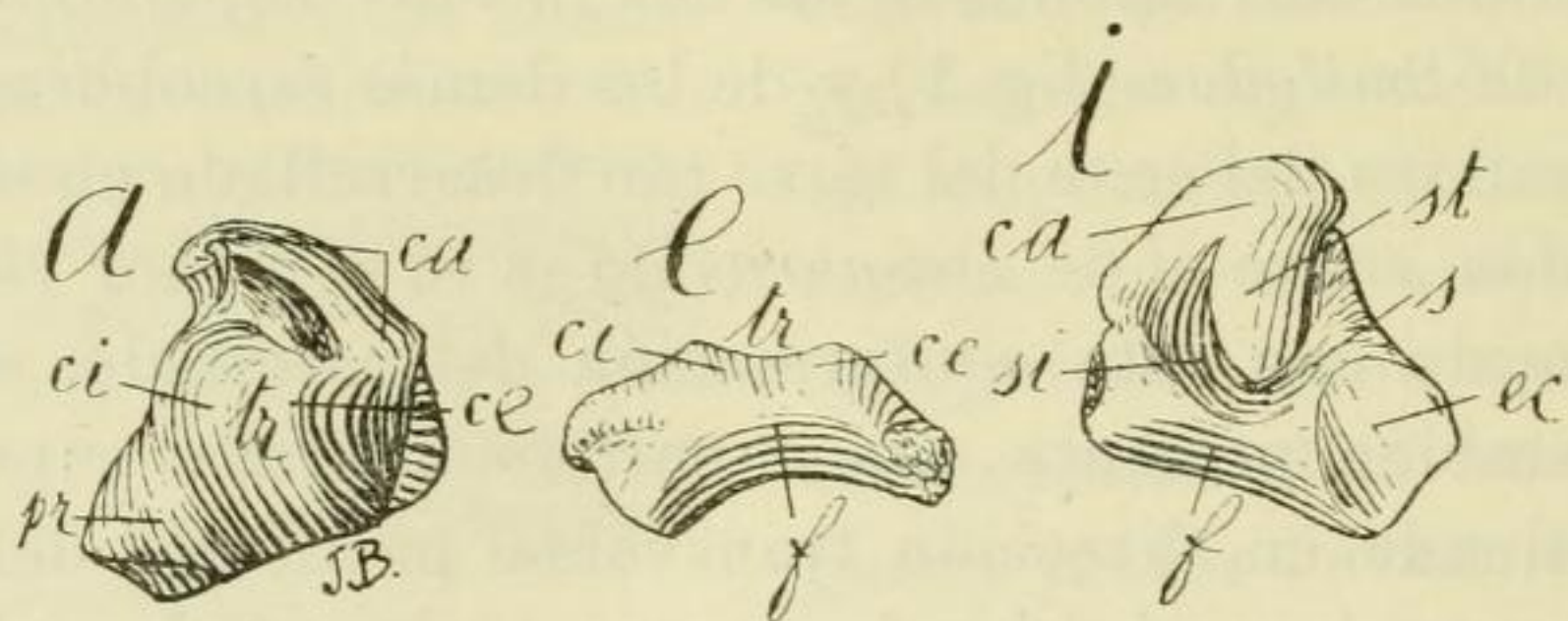


Fig. 5. *Didelphys Azarae* Temm. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba algo oblicuamente del lado interno; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{2}{1}$ del tamaño natural; *pr*, superficie de apoyo para el peroné; *f*, corredera del flexor; *ci*, cóndilo externo; *ce*, cóndilo interno. Las demás letras como en las figuras precedentes. Epoca actual. Argentina.

phyidae americanos. La figura 5 representa el astrágalo de *Didelphys Azarae*; su forma general y la disposición de casi todas sus

partes es casi igual como en *Dasyurus*, pero difiere por la parte inferior que muestra dos superficies articulares distintas, *st*, *ec*, como en *Smilodon* y los demás sarcoboros placentarios; estas dos facetas están separadas por el surco *s* del seno del tarso, el cual da vuelta hacia el lado interno y dobla hacia adelante formando una depresión longitudinal *si* que es evidentemente la misma depresión longitudinal interna *si* del astrágalo de *Dasyurus* (fig. 3). Falta en el astrágalo de *Didelphys* y en todos los representantes actuales y extinguidos de la misma familia, la perforación astragaliana de *Dasyurus*.

El calcáneo de *Didelphys* (fig. 6) difiere del de *Dasyurus* por la presencia de una fuerte apófisis calcaneal externa *ae*, y además, en concordancia con la conformación del astrágalo, presenta dos facetas articulares en vez de una, la ectal *ec* y la sustentacular *st*. La pequeña escotadura *e* de la parte posterior de la superficie articular única del calcáneo de *Dasyurus* (fig. 4), en el de *Didelphys* se prolonga hacia adelante dividiendo la superficie articular en dos facetas y formando el surco interóseo *s* del seno del tarso; sin embargo, este surco no es tan ancho ni tan profundo como el correspondiente del astrágalo.

Los *Didelphyidae*, por el mayor número de dientes que poseen y por la presencia del dedo interno del pie bien desarrollado, representan indudablemente un tipo más primitivo que los *Dasyuridae*; también tienen una historia paleontológica mucho más antigua. Por otra parte, como la conformación general del astrágalo es la misma, deducimos que los *Dasyuridae* descienden de los *Didelphyidae*, y que la faceta articular inferior única del astrágalo de aquéllos es un carácter adquirido recientemente por la fusión de las dos facetas primitivas en una y la desaparición del surco del seno del tarso del que no queda más que el vestigio de su parte proximal correspondiente á la entrada, sobre el calcáneo.

El examen de las formas extinguidas conduce á la misma con-

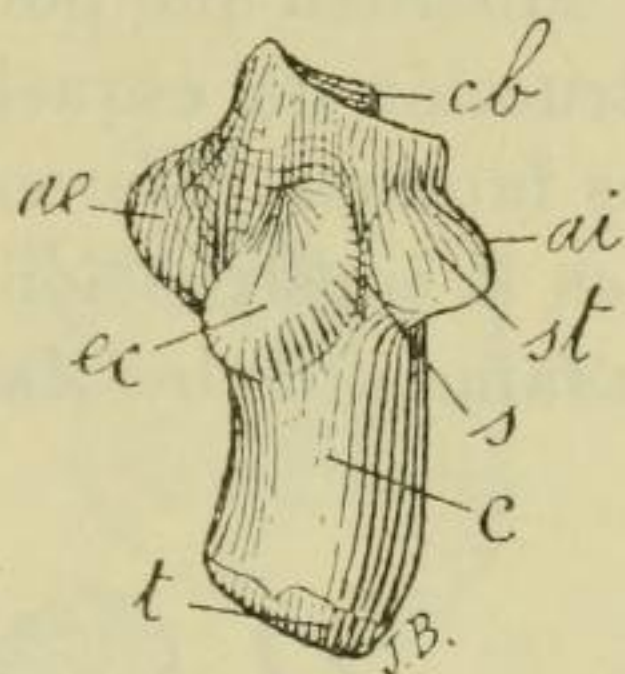


Fig. 6. *Didelphys Azarae* Temm. Calcáneo izquierdo, visto de arriba, aumentado $\frac{2}{1}$ del tamaño natural; *ai*, apófisis calcaneal interna; *ae*, apófisis calcaneal externa; *t*, tuberosidad del calcáneo; las demás letras como en las figuras precedentes del mismo hueso. Epoca actual. Argentina.

clusión. Ni en Europa ni en Norte América se ha encontrado ningún sarcoboro con un astrágalo provisto de una sola faceta articular inferior, ó á lo menos no ha llegado á mi conocimiento. Tampoco se ha encontrado en ninguno de los géneros fósiles argentinos, que pertenecen todos á grupos más próximos de los *Dasyuridae* que no lo son los del antiguo continente y de Norte América.

Los esparasodontes (*Sparassodonta*) p. ej., son tan próximos de los *Dasyuridae* que muchos paleontólogos los han incluido en el mismo grupo, siendo igualmente evidente que tienen grandes afinidades con los creodontes (*Creodonta*). Si la faceta articular inferior única de los *Dasyuridae* fuera en realidad un carácter primitivo, deberíamos encontrarlo, si no en todos, á lo menos en algunos de los esparasodontes, pero no se encuentra en ninguno.

Este suborden que por la dentadura parece tan homogéneo, en la construcción del esqueleto muestra diferencias profundas en las distintas familias, diferencias que también se presentan bien acentuadas en la construcción del astrágalo.

En la familia de los *Amphiproviverridae*, el astrágalo es de cabe-

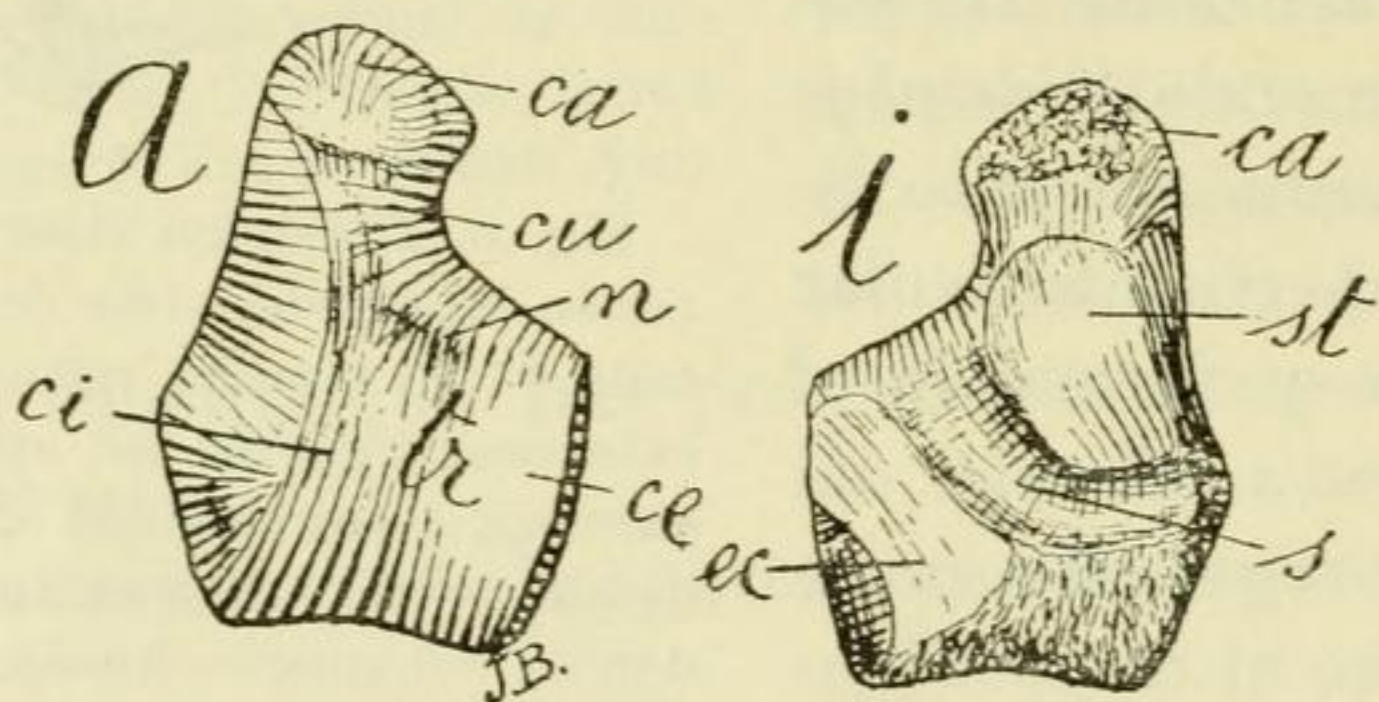


Fig. 7. *Cladosictis patagonica* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{3}{2}$ del tamaño natural. Eoceno superior (santacrucese) de la Patagonia austral.

za redonda, con un cuello largo, el cuerpo del hueso de troclea profundamente excavada y dos facetas articulares inferiores; no difiere por ningún carácter especial del astrágalo de los carnívoros modernos (*Carnivora*), siendo sobre todo notable el parecido que presenta con el de los *Canidae*.

En la familia de los *Hathlyacynidae* el astrágalo (fig. 7) es de cuerpo cuadrado y bajo, con la troclea *tr* poco convexa de adelante hacia atrás y plana ó casi plana transversalmente. La cabeza *ca* es pequeña, convexa, un poco oblicua y con un cuello *cu* bastante

largo. En la parte inferior lleva dos facetas articulares para el calcáneo, colocadas algo oblicuamente y separadas por un surco ligamentario *s* ancho y muy profundo. Como se ve, no presenta la menor tendencia hacia la faceta única de los *Dasyuridae*. El mayor parecido de este tipo de astrágalo es con el de los creodontes.

El astrágalo de los *Prothylacynidae* permanece todavía desconocido. El de los *Borhyaenidae* y *Proborhyaenidae* es conocido, siendo casi igual en ambas familias, pero de una forma muy diferente de la que presenta en los otros esparasodontes. Este hueso (fig. 8) es de cuerpo angosto, muy alto sobre el costado interno y al contrario muy bajo sobre el externo, con la troclea *tr* bastante convexa de adelante hacia atrás, y sin el menor vestigio de excavación mediana entre los dos cóndilos, interno *ci* y externo *ce*. Al

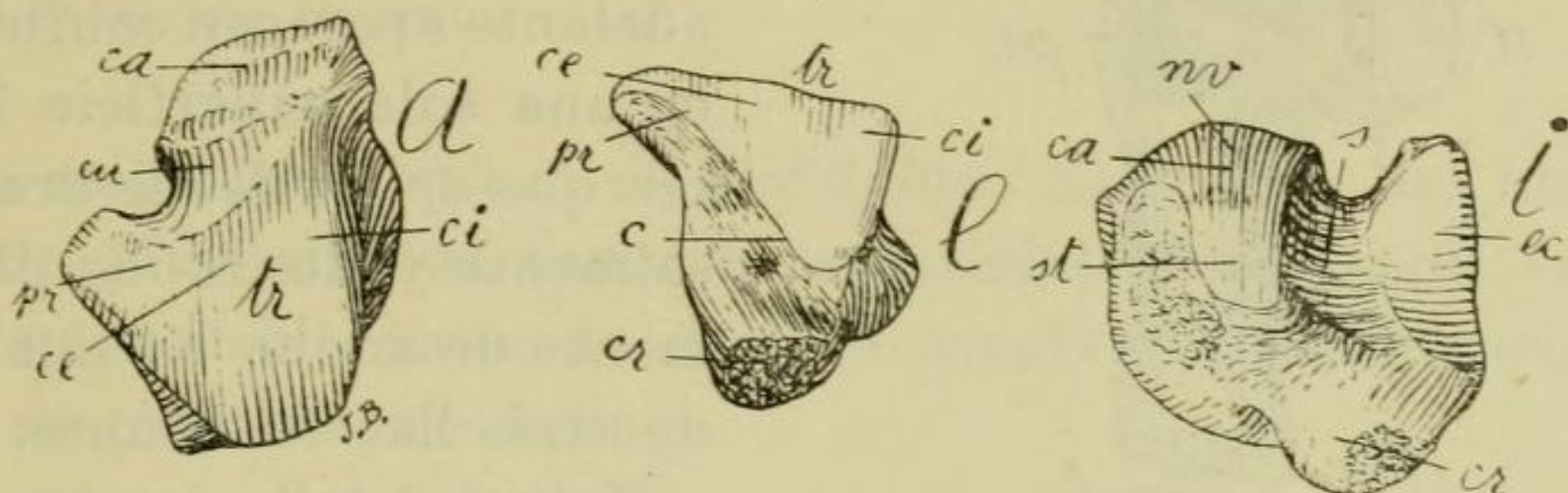


Fig. 8. *Borhyaena* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, en tamaño natural. *nv*, superficie articular para el escafoides; *cr*, cresta descendente transversal posterior; *c*, línea que limita la extensión posterior de la troclea. Las demás letras como en las figuras precedentes. Eoceno superior de la Patagonia austral (santacrucense).

lado externo, como una continuación de la troclea y al mismo nivel de ésta, hay una prolongación triangular *pr*, destinada á soportar una parte del peroné; este hueso desciende atrás de esta prolongación para descansar igualmente sobre el calcáneo. La cabeza *ca* es ancha y convexa pero corta y con cuello *cu* poco distinto. Abajo presenta las dos facetas normales *ec*, *st*, para la articulación con el calcáneo separadas por el surco *s* del seno del tarso que es muy ancho y muy profundo. Las dos facetas están colocadas en dirección longitudinal. La faceta ectal *ec* es angosta y cóncava. La faceta sustentacular *st* es corta, ancha y convexa, continuándose hacia adelante sin interrupción hasta unirse con la superficie articular *nv* de la cabeza destinada al escafoides. Como se ve, este tipo de astrágalo, á pesar de su aspecto primitivo y de algunos caracteres que aparentemente lo acercan de *Didelphys*, en su modo de

articulación con el calcáneo no presenta absolutamente ninguna aproximación hacia la forma característica de los *Dasyuridae*.

La forma corta y ancha de la faceta articular interna *st* del astrágalo, su colocación hacia adelante y su unión continua con la superficie articular escafoidal, podría quizás inducir á algunos en la duda sobre su verdadera homología. Anticipándome á esa posible duda, doy igualmente el dibujo del calcáneo (fig. 9). En este hueso la faceta ectal *ec* tiene su forma y posición normal, pero es seguida hacia afuera por otra superficie articular *pr* bastante grande, muy convexa de adelante hacia atrás y también transversalmente, des-

tinada á soportar el peroné; ambas superficies se presentan separadas atrás por una escotadura poco profunda, pero adelante aparecen confundidas en una sola superficie articular que se extiende transversalmente y desciende oblicuamente de arriba hacia abajo y de atrás hacia adelante.

Sobre el lado interno se ve la gran apófisis calcaneal interna *ai*, llamada también sustentacular porque es precisamente sobre esta apófisis que descansa el astrágalo por medio de su faceta articular in-

terna. En el calcáneo de *Borhyaena* se ve esta faceta articular sustentacular *st* que ocupa toda la parte superior de la superficie de la apófisis, y en concordancia con la faceta correspondiente del astrágalo se prolonga hacia adelante hasta el mismo borde de la faceta cuboidal *nv* con la que forma un ángulo agudo. También sobre el calcáneo, ambas facetas, ectal y sustentacular, están separadas por un surco *s* ancho y profundo.

De todos los sarcoboros, los que remontan á mayor antigüedad son los *Pedimana*, divididos en dos familias, los *Didelphyidae* exclusivamente cenozoicos (terciarios y actuales), y los *Microbiotheriidae* que vivieron durante la época cretácea y en la primera mitad de los tiempos terciarios. Los *Microbiotheriidae* no sólo son los antecesores de los *Didelphyidae* sino también de todos los sarcoboros.

Desgraciadamente no conozco el astrágalo y el calcáneo de una

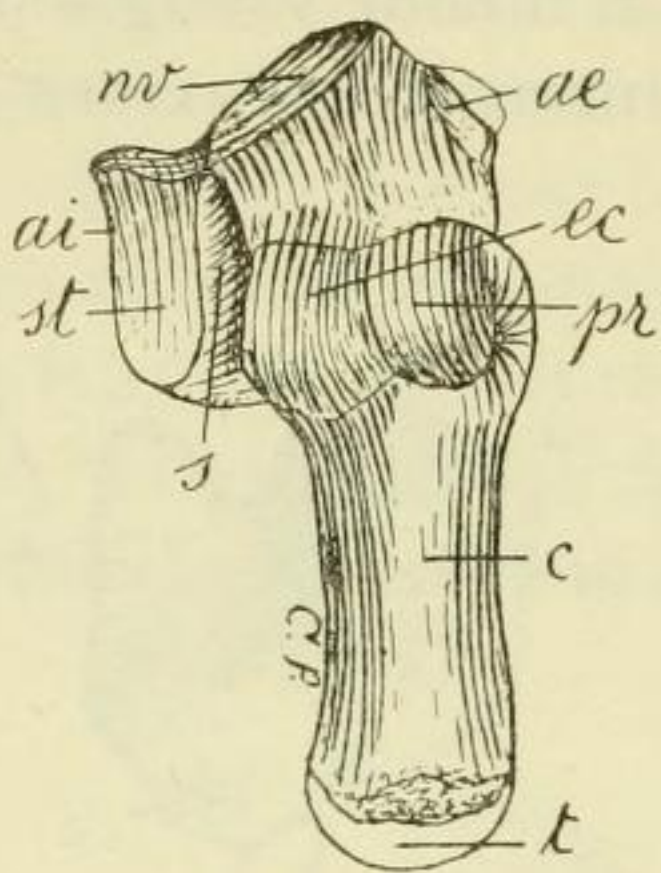


Fig. 9. *Borhyaena* Amgh. Calcáneo derecho, visto de arriba en tamaño natural. *nv*, superficie articular del calcáneo, para el cuboides. Las demás letras como en la figuras precedentes. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

misma especie, pero sí aislados, aunque en especies distintas de un mismo género; sin embargo, los materiales conocidos no presentan diferencias de importancia de un género á otro. Como término de comparación tomaré el género *Eodidelphys* que es el que ha dejado mayores restos.

Conozco el astrágalo de *Eodidelphys fortis* (fig. 10); es de un tipo

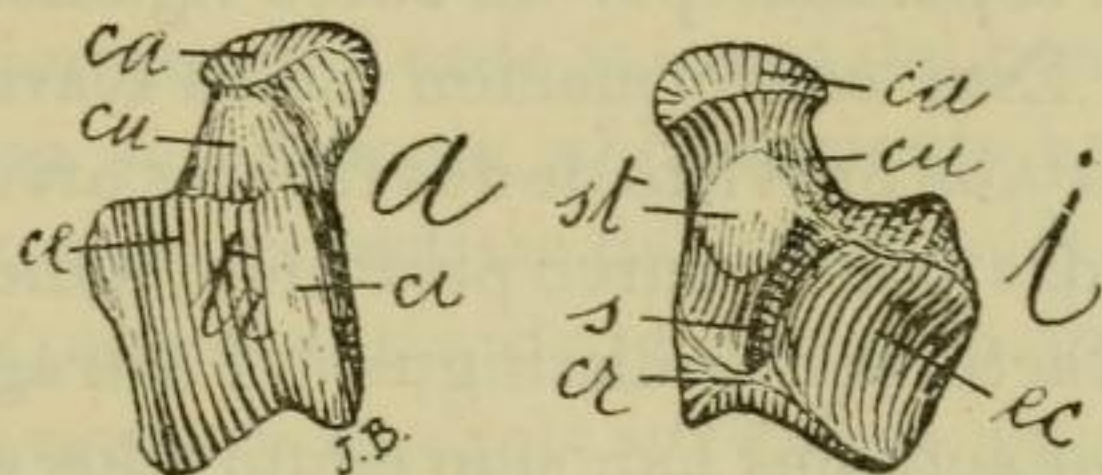


Fig. 10. *Eodidelphys fortis* Amgh. Astrágalo izquierdo. *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{3}{1}$ del tamaño natural. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

todavía más normal que el de *Didelphys*. El cuerpo del hueso es cuadrado y de troclea bastante excavada, presentando en esta región un notable parecido con los carnívoros placentarios. La cabeza es pequeña, de articulación convexa, bastante oblicua y soportada por un cuello *cu* bastante largo. En la cara inferior existen las dos facetas normales, pero con una relación de tamaño y una disposición algo distinta. La faceta ectal *ec* se encuentra en su posición normal y es muy cóncava de adelante hacia atrás como en los carnívoros placentarios, pero proporcionalmente es de tamaño muy grande y sobre todo muy ancha. La faceta sustentacular *st* es muy pequeña, de contorno algo elíptico ó subcircular, colocada muy adelante y completamente aislada, tanto de la cresta descendente transversal posterior *cr* como de la superficie articular *ca* de la cabeza destinada al escafoides. El surco *s* del seno del tarso es muy angosto pero profundo y termina atrás al pie de la cresta descendente transversal.



Fig. 11. *Eodidelphys famula* Amgh. Calcáneo izquierdo, visto de arriba, aumentado $\frac{4}{1}$ del tamaño natural. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

El calcáneo lo conozco de *Eodidelphys famula* (fig. 11). Por su

construcción se desvía algo de la forma característica de los *Didelphyidae* para aproximarse de la que presentan los carnívoros placentarios, especialmente los *Ursidae* y los *Procyonidae*. La faceta ectal *ec* es más angosta y más extendida de adelante hacia atrás, y la faceta sustentacular *st* es llevada por una apófisis calcaneal interna *ai* más saliente; ambas facetas miran más hacia arriba que en *Didelphys* y están separadas por un surco ligamental *s* más ancho y más profundo. Esta conformación indica claramente que el astrágalo también estaba provisto de dos facetas articulares inferiores distintas y separadas por un surco profundo; indica igualmente que algunos de los caracteres que distinguen el astrágalo y el calcáneo de los *Didelphyidae* actuales han sido adquiridos en época relativamente moderna.

De los datos expuestos se desprenden deducciones claras y precisas. Los sarcoboros más generalizados y más antiguos son los pedimanos y tienen el astrágalo provisto de dos facetas articulares inferiores, tanto en las formas actuales como en las extinguidas. De los demás subórdenes de este orden, los carnívoros, los creodontes, los pinipedios, los esparasodontes y los insectívoros, poseen también un astrágalo con dos facetas articulares inferiores. El único suborden de sarcoboros con una sola faceta articular inferior es el de los dasiuros (*Dasyura*) que es el más reciente y de conformación más especializada que los pedimanos de los cuales descien- de. Luego, la faceta articular inferior única de los dasiuros es un carácter adquirido en época reciente á causa de la desaparición del surco del seno del tarso y la fusión de las dos facetas primitivas en una sola. En los didelfídeos recientes se está manifestando independientemente una tendencia á la desaparición del surco y á la fusión de las facetas, pero la constitución perfecta de este carácter todavía no se ha realizado en ningún representante de este grupo.

Diprotodontes.

Es sabido que en el superorden de los diprotodontes (*Diprotodonta*) coloco, no sólo los diprotodontes marsupiales (*Hypsiprymnoidea*) de Australia, sino también los roedores (*Rodentia*) que son diprotodontes placentarios y los plagiaulacoideos (*Plagiaulacoidea*) extinguidos de ambos continentes. Tomando en cuenta las formas fósiles, la transición de los plagiaulacoideos con los hipsiprinoideos australianos de un lado, y con los roedores del otro, es perfecta.

Los diprotodontes australianos ú hipsiprinoideos tienen un astrágalo que, como el de los dasiuros, se distingue por presentar también la reunión de las dos facetas articulares inferiores en una sola, como lo muestra la figura 12 que representa el astrágalo de *Macropus giganteus*. En esta especie el astrágalo es muy bajo, de troclea corta, ancha y poco excavada. La cabeza articular *ca* es oblicua, desviada al lado interno, á tal punto, que se encuentra casi toda más al interior que el borde interno del cóndilo interno de la troclea; esta cabeza se extiende oblicuamente hacia abajo y hacia adentro, llevando una superficie de articulación larga y angosta para el escafoides, que se extiende en la misma dirección de la cabeza. Visto de abajo muestra una sola superficie articular, de contorno

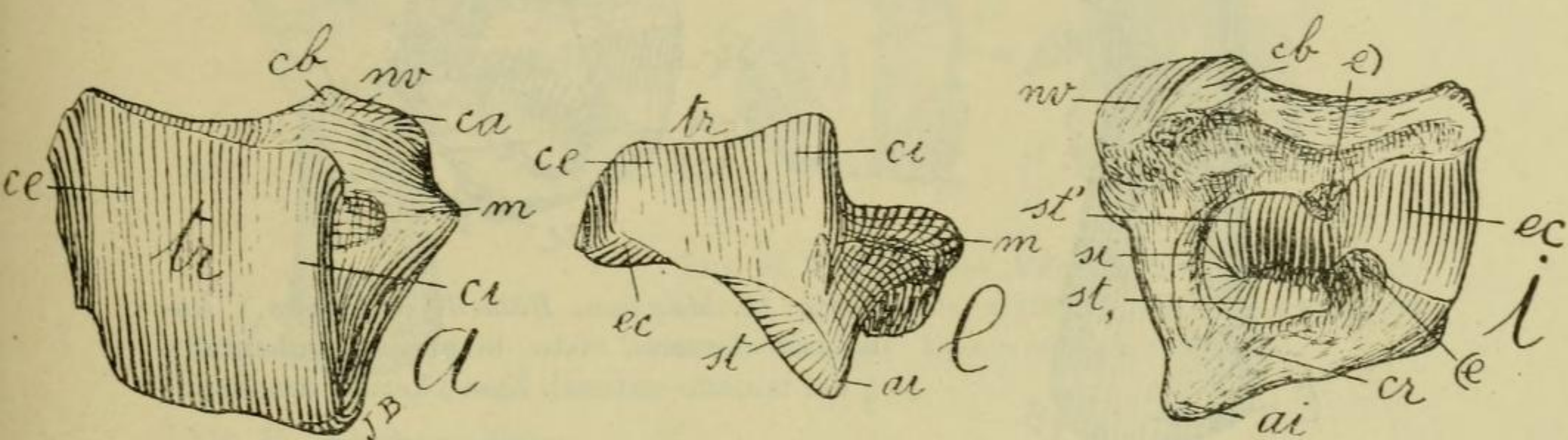


Fig. 12. *Macropus giganteus* Zimm. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, en tamaño natural. *ai*, tuberosidad para el ligamento astrágalo calcaneal interno; *st'*, faceta sustentacular, parte horizontal; *st*, faceta sustentacular, parte descendente; *e*, vestigio de la entrada distal del surco del seno del tarso; *e*, vestigio de la entrada proximal del surco del seno del tarso; *m*, apófisis con la superficie articular para el maleolo interno. Las demás letras como en las figuras precedentes. Época actual. Australia.

irregular y que se extiende transversalmente desde el borde externo hacia el interno pero termina bastante antes de llegar á éste del que queda separada por un surco ligamental interno *si* bastante acentuado. Que se trata de la fusión de las dos facetas primitivas es en este caso aun más evidente que en el de los dasiuros, pues puede decirse que la unión ha quedado en parte incompleta; la fusión se efectúa por una especie de istmo adelante del cual se ve una escotadura ancha y profunda *e*) que divide las dos facetas y es un vestigio de la parte anterior del surco del seno del tarso que se ha atrofiado y casi desaparecido; la pequeña escotadura opuesta (*e* es el último vestigio de la entrada proximal del mismo surco. En la figura las partes de la superficie articular única que correspon-

den á las dos facetas las he indicado con las letras correspondientes á estas últimas. La parte *ec* correspondiente á la faceta ectal, es cóncava de adelante hacia atrás como en la generalidad de los placentarios; la que corresponde á la faceta sustentacular, se divide en dos partes, la anterior *st'* plana ú horizontal, y la posterior *st*, descendiendo hacia abajo debido á que se extiende contra la cara anterior de la cresta descendente transversal posterior *cr*.

El calcáneo (fig. 13) muestra los

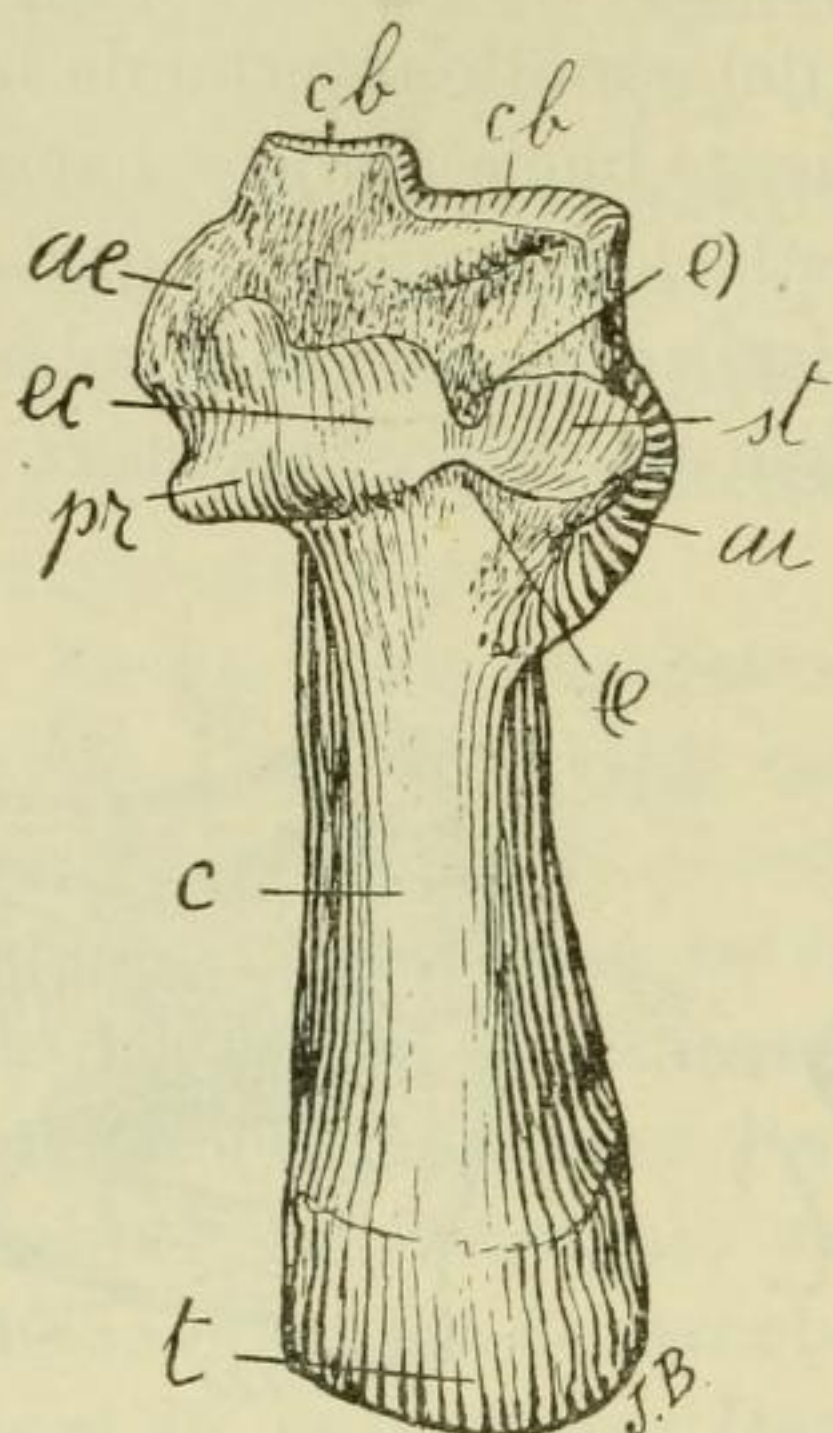


Fig. 13. *Macropus giganteus* Zimm. Calcáneo izquierdo, visto de arriba, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Época actual. Australia.

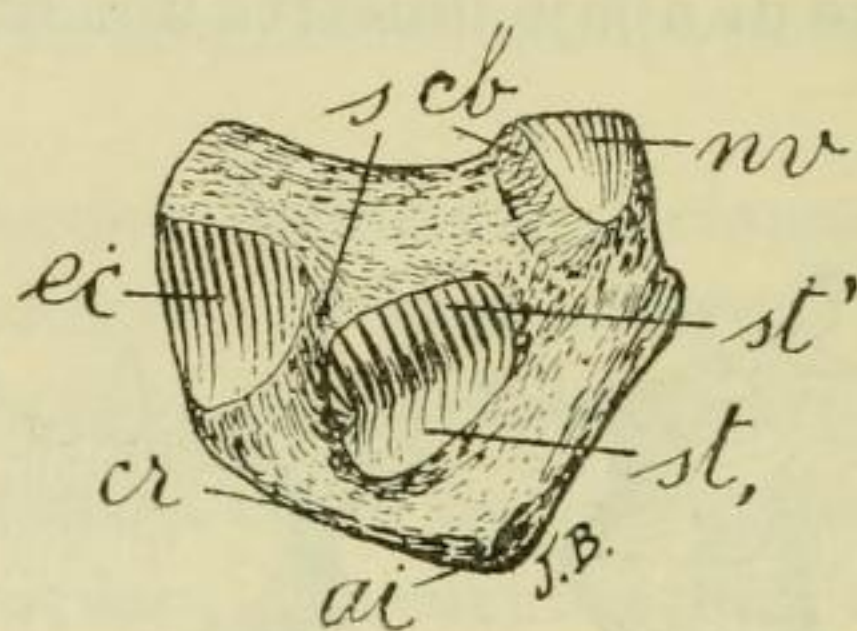


Fig. 14. *Macropus Billardieri* (Desm.) Astrágalo derecho, visto de arriba, aumentado $\frac{3}{2}$ del tamaño natural. Época actual. Australia.

la misma escotadura *e*) que en el astrágalo pero más profunda, y atrás la escotadura opuesta (*e* aunque menos pronunciada. Lo mismo que en el astrágalo, esas dos escotaduras son los vestigios de las dos extremidades del surco del seno del tarso.

En vez de decir que el astrágalo de los diprotodontes australianos tiene una sola faceta articular inferior, puede pues decirse con más propiedad, que el astrágalo de dichos animales posee dos facetas articulares inferiores incompletamente fusionadas.

Aun esta misma definición si se tratara de generalizarla, resultaría inexacta, pues entre los diprotodontes australianos, y aun entre los mismos canguros (*Macropus*), hay especies en las cuales las dos facetas articulares en cuestión permanecen distintas. Tal es el caso de *Macropus Billardieri* (fig. 14), cuyo astrágalo muestra las dos

mismos caracteres. La faceta articular externa *ec* se extiende transversalmente y se une atrás por medio de un istmo con la faceta sustentacular *st*, quedando adelante, entre ambas,

facetas separadas por el surco *s* del seno del tarso, si bien el mencionado surco sea poco profundo. Naturalmente, como es la regla general, las mencionadas facetas se presentan igualmente separadas sobre el calcáneo (fig. 15). Sin embargo, hay individuos de esta misma especie que presentan el surco del seno del tarso todavía más borrado, y otros en que una arista ósea muy angosta corta el mencionado surco uniendo las dos facetas, particularmente en el calcáneo. Entre el tipo característico de *Macropus giganteus* y el de *Macropus Billardieri*, examinando las demás especies del

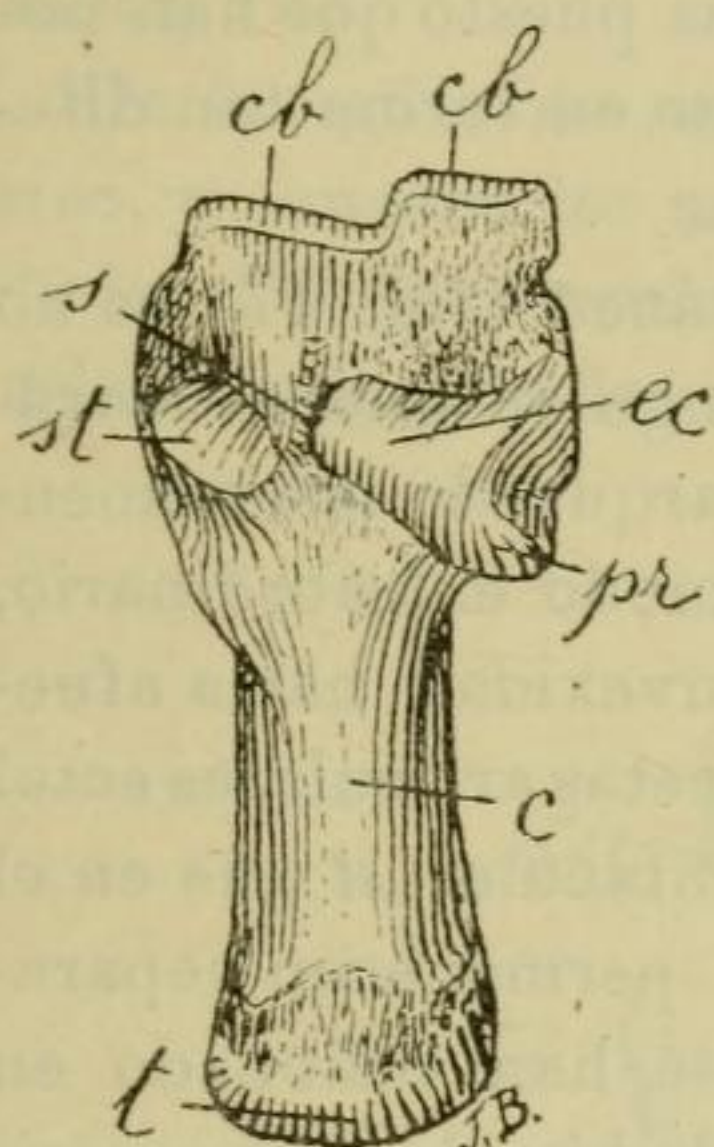


Fig. 15. *Macropus Billardieri* (Desm.) Calcáneo derecho, visto de arriba, aumentado $\frac{3}{2}$ del tamaño natural. Época actual. Australia.

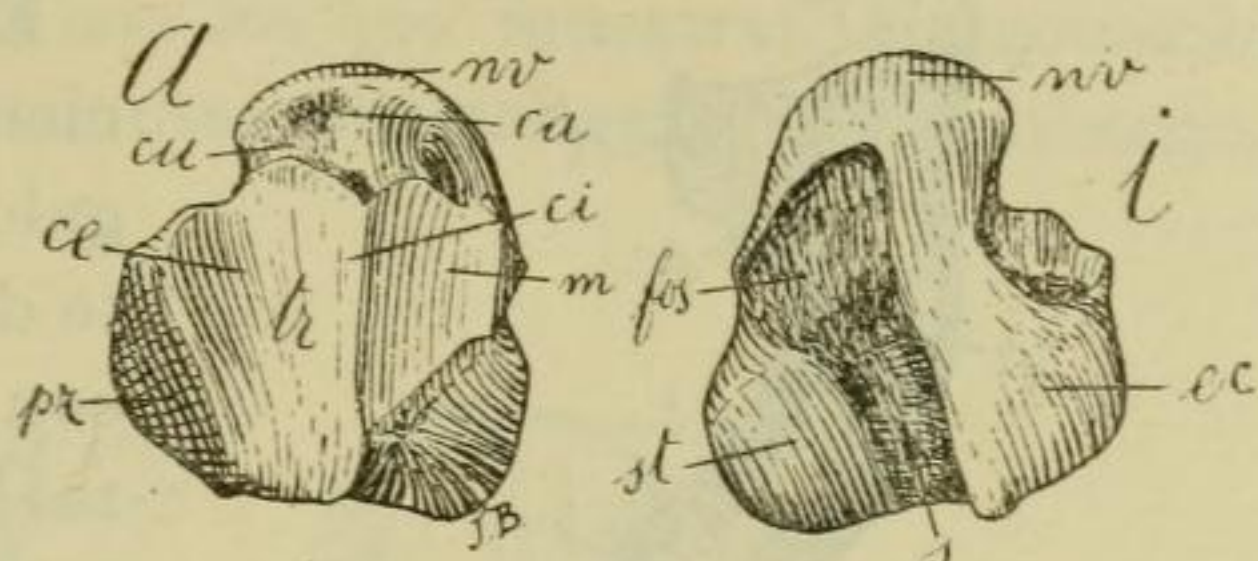


Fig. 16. *Phascolomys Mitchelli* Ow. Astrágalo izquierdo, *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, en tamaño natural. Época actual. Australia.

mismo género, se encuentran todos los estadios intermediarios de fusión de las dos facetas.

Hasta cierto punto aun más interesante es el caso de *Phascolomys*. Entre los diprotodontes australianos, éste es el que en el pie conserva la forma más primitiva, con los dedos todos bien desarrollados, exceptuado el interno que es muy pequeño; el sindactilismo es incompleto ó en su primera etapa de desarrollo. El astrágalo (fig. 16) difiere profundamente del de *Macropus*, por la cabeza, cuya superficie articular se extiende transversalmente y está colocada en la misma línea del eje longitudinal del cóndilo interno de la troclea.

El cuerpo del hueso y la forma de la troclea *tr* tienen algo de parecido á lo que se ve en el mismo hueso de *Didelphys*. En la cara inferior muestra las dos facetas articulares para el calcáneo bien distintas, separadas por el surco *s* del seno del tarso que es ancho y muy profundo; con todo, las mencionadas facetas presentan una disposición que no la conozco igual en ningún otro mamífero. La faceta articular interna *st* ó sustentacular que generalmente es de gran tamaño y á menudo se extiende hacia adelante hasta unirse

con la superficie articular escafoidal *nv*, acá es al contrario pequeña, de contorno más ó menos circular, colocada muy atrás, y separada de la superficie articular escafoidal por una gran fosa ligamental *fos* muy profunda. En cambio, la faceta articular externa ó ectal *ec* que en todos los mamíferos permanece aislada, en *Phascolomys* cruza oblicuamente al lado interno y se prolonga sin discontinuidad hasta unirse con la faceta articular escafoidal *nv*. Esta conexión distinta de las facetas articulares inferiores, demuestra evidentemente, que éstas eran primitivamente distintas puesto que han po-

dido unirse en forma tan diferente.

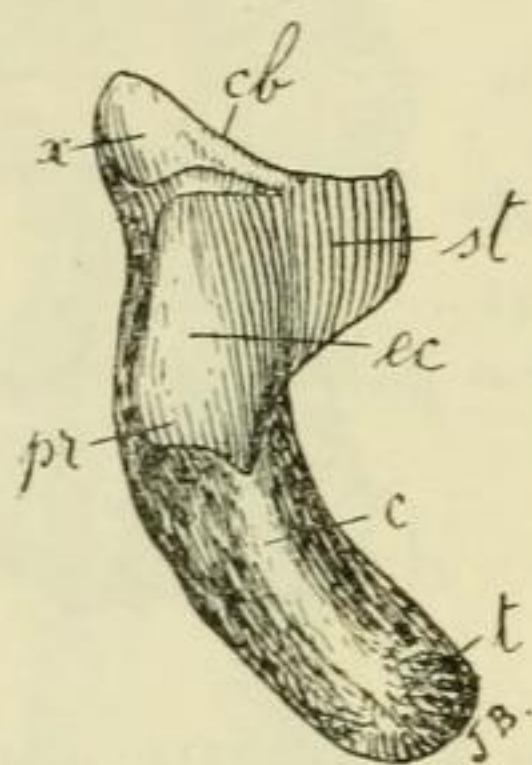


Fig. 17. *Phascolomys Mitchelli* Ow. Calcáneo izquierdo, visto de arriba, en tamaño natural. Epoca actual. Australia.

El calcáneo (fig. 17) es no menos singular que el astrágalo. Es arqueado lateralmente de un modo extraordinario, con la convexidad hacia afuera. Las facetas articulares ectal *ec* y sustentacular *st* que en el astrágalo permanecen separadas, acá se han fusionado en una sola habiendo desaparecido todo vestigio del surco del

seno del tarso. La parte *st* correspondiente á la superficie sustentacular es baja y casi plana, pero la que corresponde á la faceta ectal *ec* se levanta gradualmente hacia afuera, hasta formar sobre el lado externo y hacia atrás una protuberancia muy convexa en la que se halla incluida la superficie *pr* de contacto con el peroné. Además, adelante y completamente separada de esta faceta, se ha formado una superficie articular suplementaria *x* de tamaño considerable destinada al astrágalo y que se extiende adelante hasta el borde superior *cb* de la faceta cuboidal del calcáneo con la cual forma un ángulo agudo.

En los roedores no conozco ningún caso de fusión de las dos facetas articulares inferiores.

Los antecesores de los roedores y de los diprotodontes australianos son los plagiaulacoideos. No se conoce el astrágalo y el calcáneo de ninguna de las formas norteamericanas¹. De las formas

¹ Ya tuve oportunidad de manifestar que el astrágalo que se atribuye á *Polymastodon* no debe ser de este género sino de un ungulado cercano de *Pantolambda*. AMEGHINO F. *La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo*, en *Anal. Mus. Nac. de Buenos Aires*, ser. 3^a. t. iv, p. 411, a. 1904.

europeas, Lemoine hace mención del astrágalo y el calcáneo de *Neoplagiaulax*¹ pero reconociendo que la referencia es dudosa. Esos huesos, presentan un notable parecido con los de los *Microbiotheriidae* sobre todo el astrágalo que carece de perforación y tiene la faceta sustentacular aislada y colocada muy adelante, debajo del cuello como en el mismo hueso de *Eodidelphys fortis*. Como quiera que sea, el astrágalo en cuestión muestra las dos facetas articulares inferiores perfectamente distintas y bien separadas.

De los géneros argentinos poseemos un material mucho más rico, y conozco los mencionados huesos de varios de los géneros de los *Paucituberculata* que son los que muestran las conexiones más directas con los diprotodontes australianos. Sin embargo, el

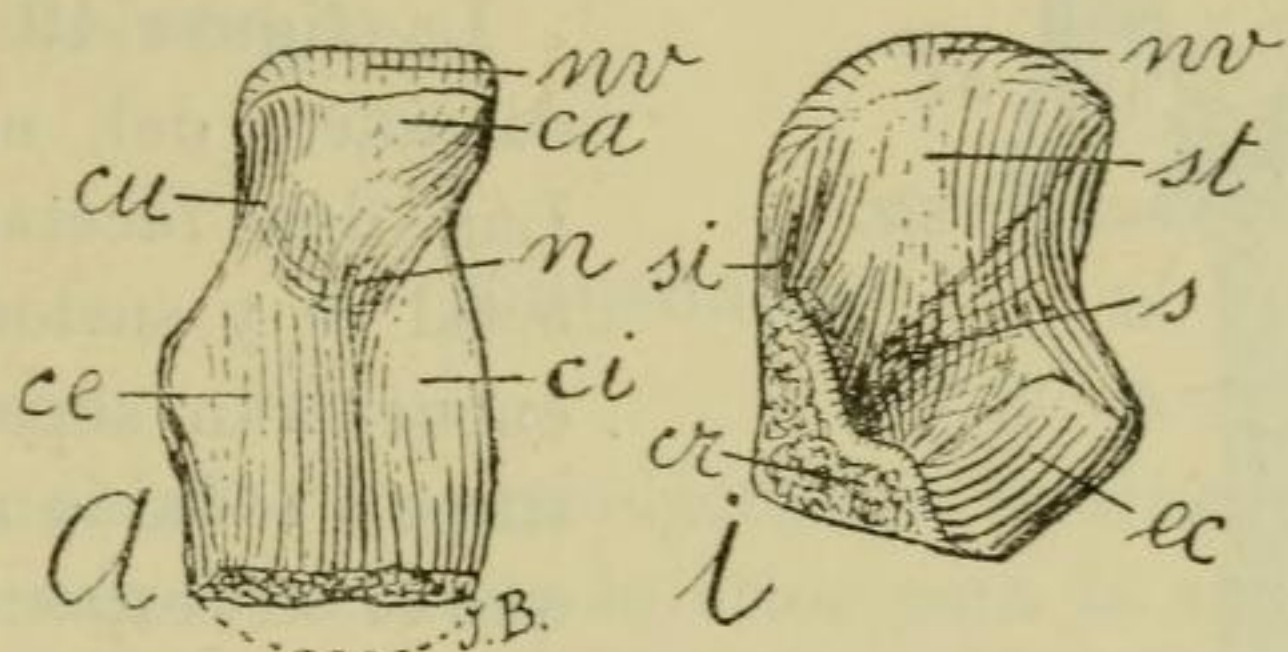


Fig. 18. *Paraëpanorthus minutus* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo oblicuamente, aumentado $\frac{8}{1}$ del tamaño natural. *n*, fosa de la base del cuello. Las demás letras como en las figuras precedentes. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

único género del cual conozco ambos huesos de una misma especie y de un mismo individuo, es *Paraëpanorthus*.

La especie en cuestión es *Paraëpanorthus minutus* de la cual conocemos la mayor parte del esqueleto, y la única que tomaré en consideración, pues para mi objeto basta, tanto más que en las demás especies de este género, ó en los demás géneros del grupo, sólo se observan diferencias de detalle y de escasa importancia.

El astrágalo de *Paraëpanorthus minutus* (fig. 18) es de cuerpo más alto sobre el lado interno que sobre el externo, con la troclea

¹ LEMOINE V. *Etudes sur quelques Mammifères de petite taille de la faune Cernaysienne des environs de Reims*, en *Bull. Soc. Geol. de France*, 3^a. serie, t. XIII, p. 216, pl. XI, figs. 26, 27, a. 1885.

poco arqueada de adelante hacia atrás y ligeramente excavada en el medio. La cabeza *ca* es ancha, bastante larga y colocada en la misma dirección longitudinal del cuerpo del hueso, con la superficie articular *nv* para el escafoides un poco convexa. Visto de abajo muestra las dos superficies articulares *ec*, *st*, para el calcáneo bien distintas y separadas por el surco *s* del seno del tarso. La faceta externa es cóncava en la forma normal característica de los mamíferos placentarios; la faceta interna es alargada y se extiende adelante hasta confundirse con la faceta articular para el escafoides. Entre esta faceta *st* y el borde interno de la cabeza y cuello hay

una gotera longitudinal *si* bastante acentuada que corresponde al surco ligamental interno que hemos visto en el astrágalo de *Didelphys* (fig. 5).

La figura 19 representa el calcáneo del mismo animal. Las dos facetas articulares, ectal *ec* y sustentacular *st*, se encuentran separadas por un surco *s* todavía más profundo que el correspondiente del astrágalo. Este hueso en su conformación general presenta un notable parecido con el de *Didelphys*, sobre todo por el ancho de la parte anterior en la región que lleva las dos facetas

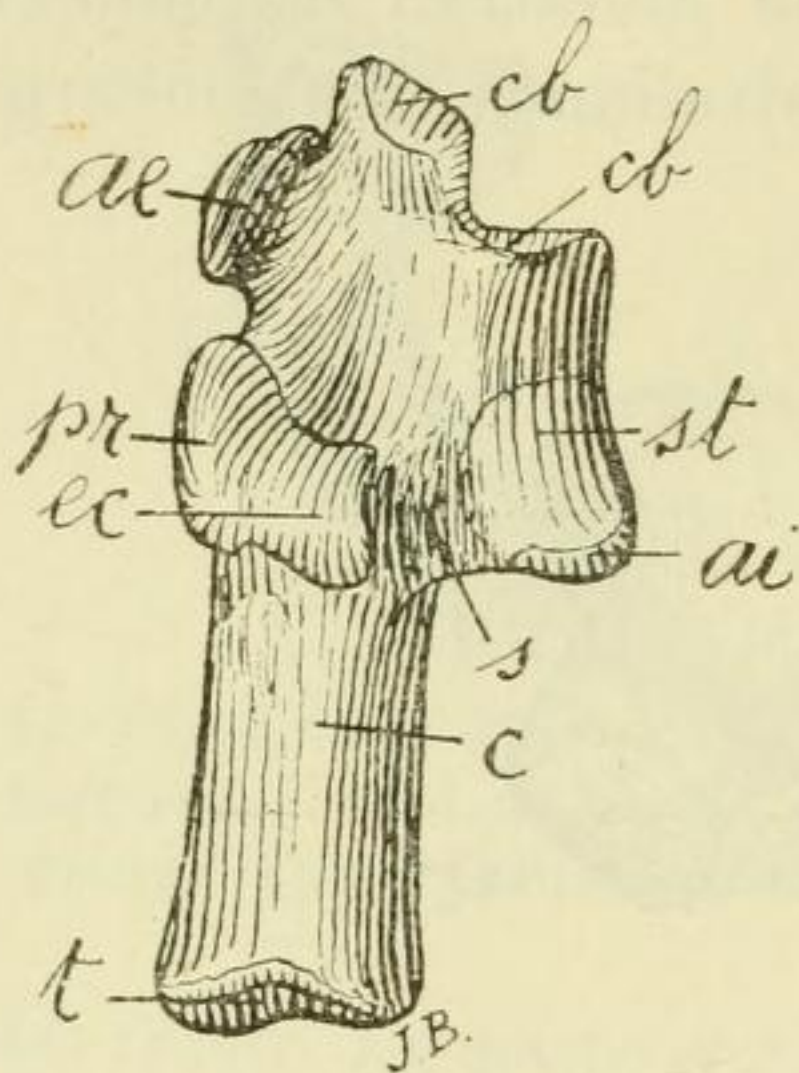


Fig. 19. *Paraëpanorthus minutus* Amgh. Calcáneo izquierdo, visto de arriba, aumentado $\frac{8}{1}$ del tamaño natural. Eoceno superior (santaacruzense) de la Patagonia austral.

articulares para el astrágalo y por la presencia de la apófisis calcaneal externa *ae*. Muestra también un notable parecido con el de los canguros, especialmente por la presencia de una faceta articular *pr* fuertemente convexa en sentido antero-posterior para el sostén del peroné. Sin embargo, mucho más extraordinaria es la identidad en la conformación de la articulación calcaneo-cuboidal. En los *Macropodidae* (figs. 13 y 15) la superficie de articulación *cb* para el cuboides presenta dos facetas planas y cortadas transversalmente al eje longitudinal del hueso; de estas dos facetas, la externa notablemente más angosta que la otra, se extiende bastante más adelante que esta última ó interna, formando como un escalón, aunque la superficie articular se extiende sin interrupción de una á otra faceta abarcando la cara lateral del escalón. Esta confor-

mación parecía hasta ahora exclusiva de los *Macropodidae*, pero como lo demuestra el dibujo del calcáneo de *Paraëpanorthus*, se encuentra absolutamente igual en los diprotodontes del suborden de los paucituberculados, y demuestra, como hace tiempo lo sostengo, que estos son los verdaderos antecesores de los diprotodontes australianos.

Reasumiendo, tenemos que los diprotodontes extinguidos sudamericanos que son los antecesores de los australianos tienen un astrágalo con dos facetas articulares inferiores para el calcáneo é idéntica conformación encontramos en los roedores. En los diprotodontes australianos, algunos presentan las dos facetas fusionadas pero de un modo imperfecto, y esto sólo en los géneros más especializados. Es pues igualmente evidente que también en los diprotodontes australianos la fusión de las dos facetas en una sola, cuando existe, es un carácter adquirido recientemente é independiente de los dasiurideos.

Ungulados.

Entre los ungulados, los artiodáctilos se distinguen precisamente por presentar una sola faceta inferior para la articulación del astrágalo, faceta que ocupa casi toda la cara inferior.

Hace años que se emitió la opinión de que el astrágalo de los perisodáctilos era una modificación del astrágalo de los artiodáctilos; no creo sin embargo, que los que tal dijeron, insistieran hoy en la misma opinión.

El inmenso material recogido en estos últimos años en ambos continentes, demuestra, sin que pueda quedar al respecto la menor duda, que los perisodáctilos descienden de los antiguos condilartros. Los artiodáctilos son animales más especializados que los condilartros y han aparecido después de éstos. Ahora, como el tipo de astrágalo de los artiodáctilos responde á la simetría de dedos pares de igual desarrollo, no puede representar el tipo antecesor del astrágalo de los perisodáctilos y condilartros que está constituido para el funcionamiento de cinco dedos cuando en número completo, con el del medio ó tercero siempre predominante en tamaño sobre los laterales. Sin otras consideraciones, éstas bastan para demostrar que es el astrágalo de los condilartros-perisodáctilos que tiene que haberse modificado para producir la forma de astrágalo característica de los artiodáctilos.

No es mi objeto entrar en detalles sobre la evolución del pie de uno de los grupos más numerosos y que ofrece mayor número de variaciones, pues me exigiría demasiado espacio y no es indispensable para el objeto que me propongo. Para mi propósito basta con la comparación del astrágalo de uno de los artiodáctilos más típicos, con otro de un perisodáctilo, uno de un condilartro y algunos tipos intermediarios, para que pueda verse en qué consisten las modificaciones que ha experimentado el tipo primitivo.

La figura 20 representa el astrágalo de *Asmithwoodwardia subtrigona*, un condilartro de los más primitivos. Se caracteriza por

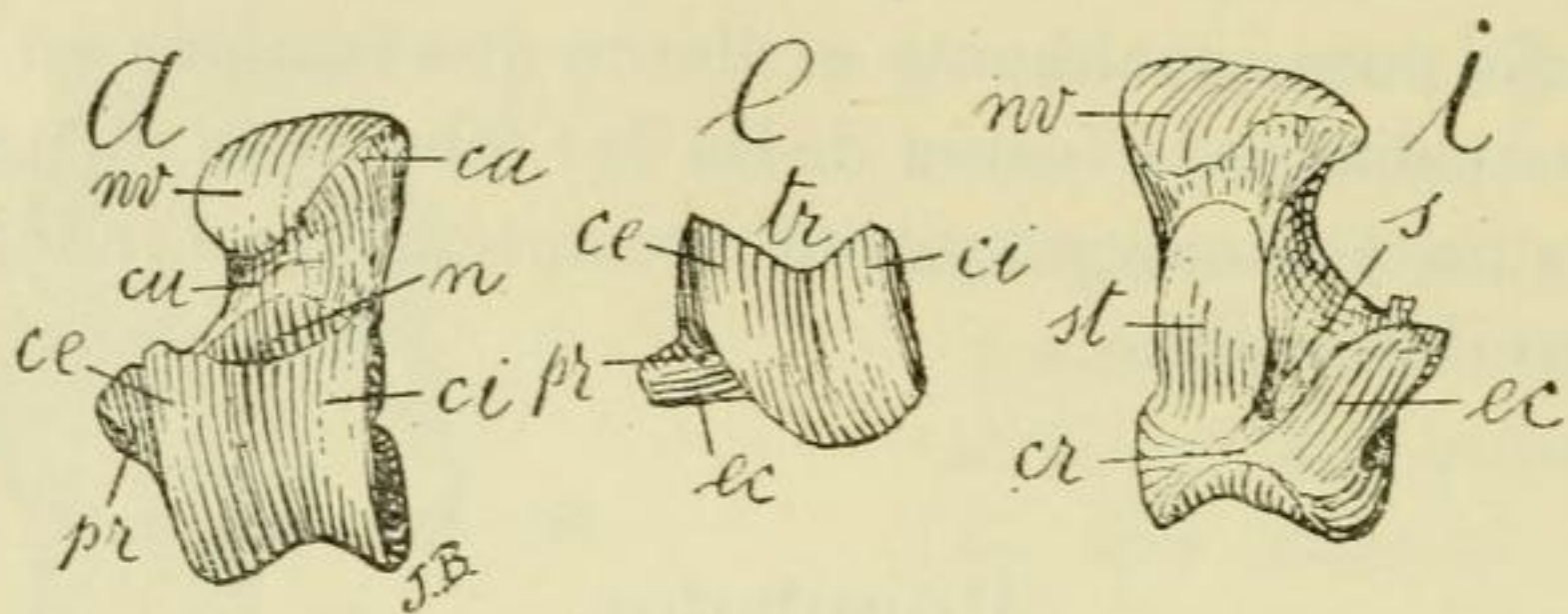


Fig. 20. *Asmithwoodwardia subtrigona* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{2}{1}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense, parte basal).

un cuello *cu* muy largo y con la superficie articular *nv* para el escafoides muy convexa. La troclea *tr* es ancha, regularmente convexa de adelante hacia atrás y bastante excavada. En la cara inferior muestra dos superficies articulares separadas por un surco profundo. La faceta sustentacular *st* es larga y en dirección longitudinal, la ectal *ec* es algo oblicua y las dos convergen un poco hacia atrás en donde terminan en la base de la cresta descendente transversal posterior *cr*. Conviene tener presente que carece de perforación astragaliana y tampoco presenta vestigios de haberla tenido en las formas antecesoras.

En la fig. 21 he hecho representar el astrágalo de *Paloplotherrium*, un perisodáctilo de los más típicos. Comparado con el tipo condilartro anterior se distingue inmediatamente por la cabeza articular *ca* muy corta, truncada transversalmente, con la superficie *nv* para el escafoides no convexa como en el anterior, sino deprimida y más bien algo cóncava; además, sobre el lado externo hay una segunda faceta articular *cb* muy pequeña en proporción de la anterior y destinada al cuboides, faceta que falta en el astrágalo del

género precedente. Quiere decir, que en este animal, el astrágalo se articulaba con el escafoides y con el cuboides á la vez; este carácter es lo que se ha dado en llamar diplartrismo. En la cara in-

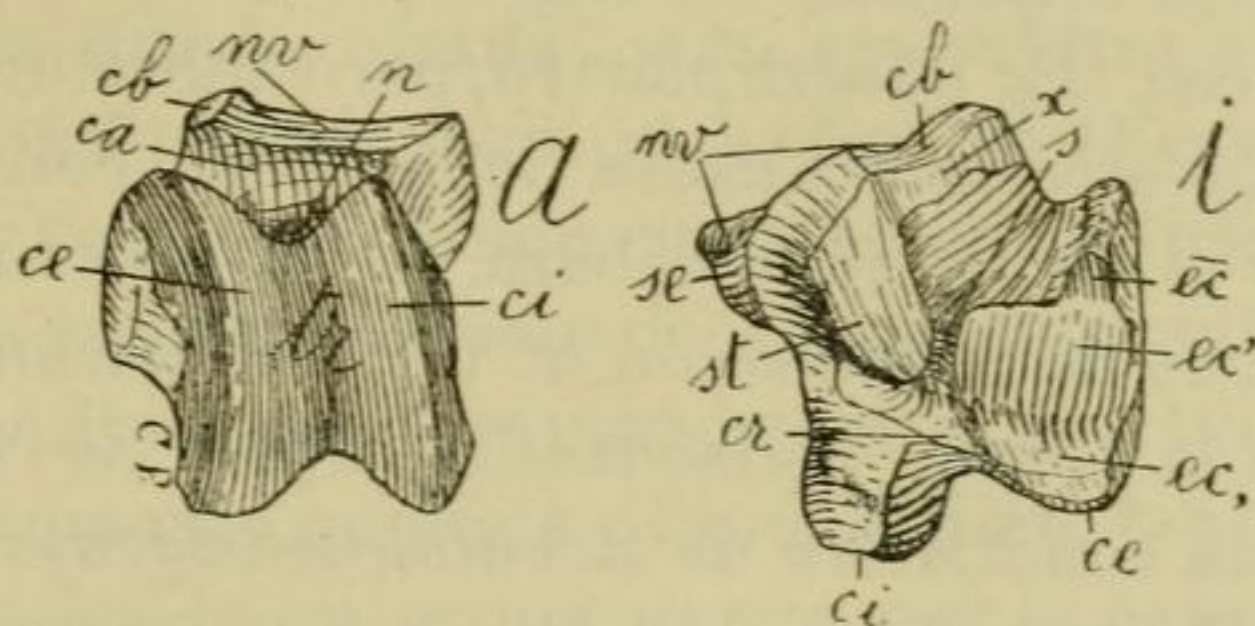


Fig. 21. *Paloplotherium minus* Cuv. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, en tamaño natural. *x*, faceta suplementaria de apoyo sobre el calcáneo; *se*, faceta de articulación para el tibial; *ec'*, faceta ectal, parte anterior; *ec*, faceta ectal, parte posterior descendente; *ec̄*, faceta ectal, parte suplementaria ascendente anterior. Las demás letras como en las figuras precedentes. Eoceno superior de Francia.

ferior hay las dos facetas articulares normales *ec*, *st*, separadas por el surco *s* del seno del tarso como en el género precedente.

El astrágalo del carnero (*Ovis*) dibujado en la figura 22, puede considerarse como representando el tipo artiodáctilo más perfecto.

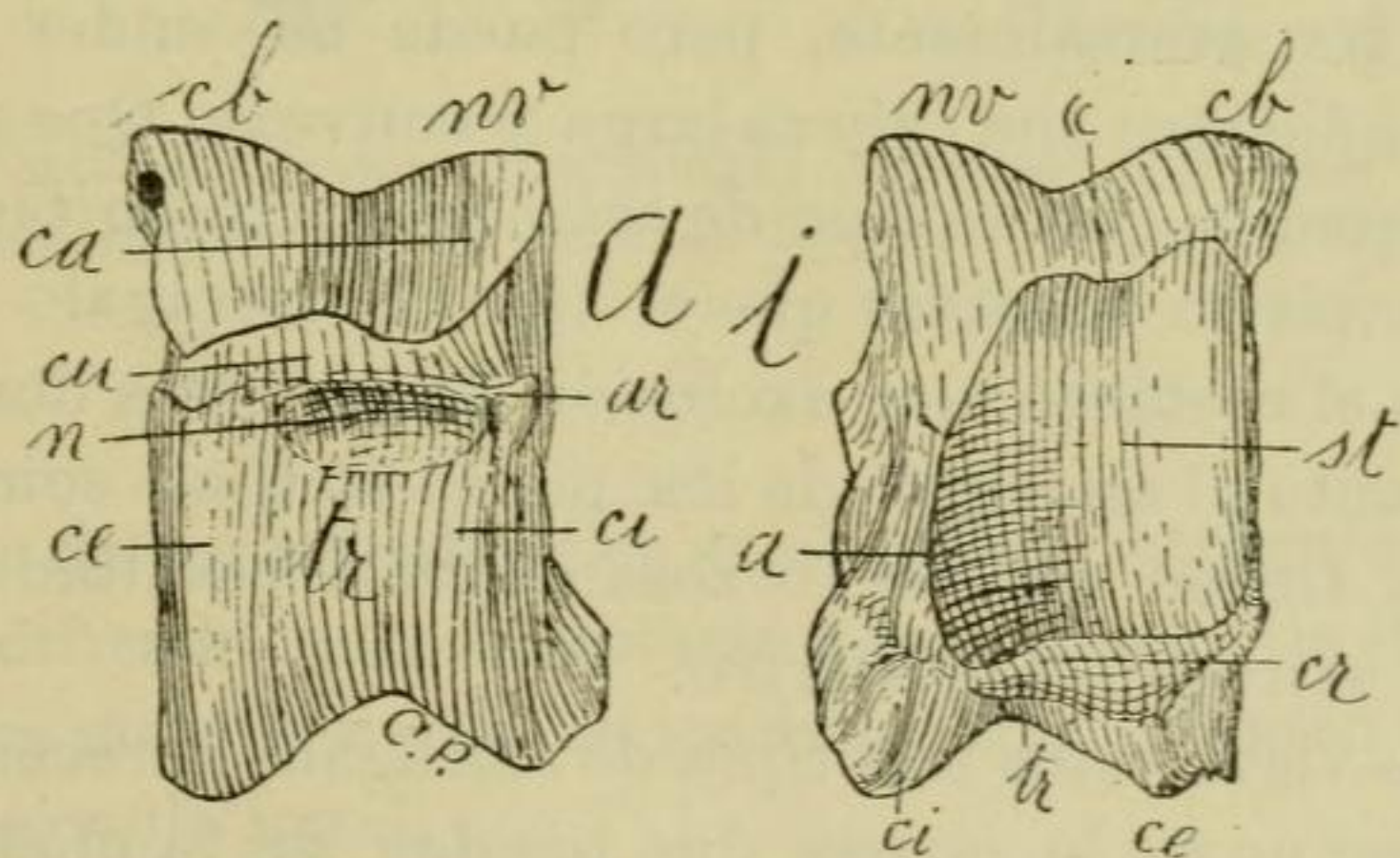


Fig. 22. *Ovis aries* L. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, *i*, visto de abajo, en tamaño natural. Epoca actual.

Las diferencias con los dos tipos anteriores son aparentemente muy profundas. La cabeza articular *ca* es larga como en el tipo condilartro, pero enanchada de tal modo que tiene el mismo diámetro trans-

verso que el cuerpo del hueso, de modo que éste presenta un contorno rectangular. La parte anterior ó cabeza está ocupada por una sola superficie articular continua que se extiende sobre todo el ancho del hueso, pero excavada en el medio formando así á los lados dos cóndilos convexos destinados, uno *nv* al escafoides y el otro *cb* al cuboides. Es pues diplartro, pero sobre un tipo muy distinto del de *Paloplotherium* á causa de la forma convexa de ambas articulaciones y el ancho de la cabeza. En la cara inferior muestra una sola superficie de articulación *st* para el calcáneo, en lo que difiere tanto de la forma perisodáctila típica de *Paloplotherium* como de la forma condilartra de *Asmithwoodwardia*.

De estas tres formas de astrágalo, la que corresponde al tipo condilartro es la más antigua y sin duda alguna la más primitiva y el tronco de origen de las otras dos. El tipo perisodáctilo de *Paloplotherium*, *Palaeotherium*, etc., se ha formado por un acortamiento gradual de la cabeza articular, de modo que una vez que la superficie articular para el escafoides se encontró en el mismo plano transversal que la superficie articular del calcáneo para el cuboides, este hueso pudo ponerse en contacto con el astrágalo produciendo la diplartria. Este tipo es propio de los tiempos terciarios y no se encuentra en los terrenos cretáceos.

El astrágalo del tipo artiodáctilo que conserva la cabeza articular larga y la superficie de articulación escafoidal convexa, no puede derivar del tipo de astrágalo perisodáctilo con cabeza corta y truncada transversalmente, pero puede descender del tipo de astrágalo condilartro con cabeza larga y convexa. Que así debe ser, es evidente, puesto que el tipo de astrágalo paridigitado es exclusivamente terciario mientras que el tipo de astrágalo condilartro ya existía en el cretáceo con exclusión de los otros dos. Dedúcese pues, que, tanto el astrágalo de los perisodáctilos como el de los artiodáctilos tienen que ser forzosamente el resultado de modificaciones del astrágalo condilartro.

A primera vista, estos tres tipos de astrágalo parecen tan distintos que á uno no se le ocurre que puedan ser la modificación de uno solo, pero para probar que realmente es así, encuéntranse casi todas las formas intermediarias.

Sin duda alguna, el tipo de astrágalo intermediario más notable es el que caracteriza la familia de los *Proterotheriidae*, pues reúne caracteres de los condilartros, de los perisodáctilos típicos y de los artiodáctilos.

El género más especializado de esta familia es *Thoatherium*, en el

cual el pie ya no conservaba más que un solo dedo funcional como en *Equus*; los dos dedos laterales, segundo y cuarto, sólo estaban representados por las extremidades proximales de los metatarsianos correspondientes que eran todavía más rudimentarios que en el caballo. El astrágalo de *Thoatherium* está representado en la figura 23, y basta una simple ojeada para apercibirse que es muy parecido al de los condilartros primitivos (fig. 20). Conserva de éstos la cabeza larga y con articulación convexa *nv* exclusivamente para el escafoides, con la misma fosa *n* de la base del cuello, siendo las diferencias insignificantes. Comparado con el de *Paloplotherium* (fig. 21), se ve al momento que este último difiere, tanto del de los condilartros como del de los proteroterios por la cabeza articular corta, truncada transversalmente y con doble superficie articular, para el escafoides y para el cuboides.

Sumamente instructiva es la comparación del astrágalo de *Toatherium* con el de *Ovis* (fig. 22), pues demuestra claramente que

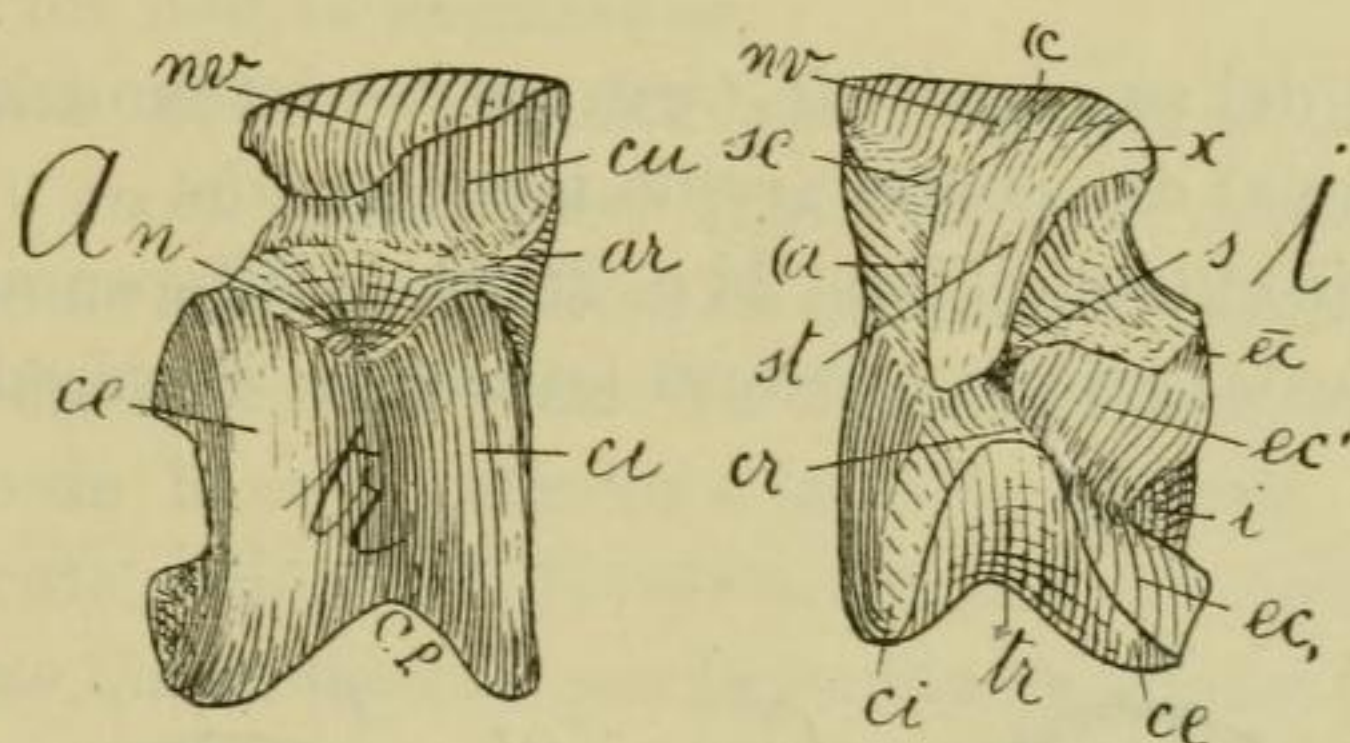


Fig. 23. *Thoatherium minusculum* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, en tamaño natural. Eoceno superior (santacrucense) de Patagonia.

el astrágalo de los artiodáctilos es el mismo astrágalo de los condilartros modificado para adaptarse á la simetría de los huesos que soportan los metatarsianos de los dedos tres y cuatro que adquirieron un desarrollo igual.

Vistos de arriba (figs. 22 *a*, 23 *a*), ambos astrágalos coinciden en todos los detalles con excepción de la articulación convexa externa *cb* de la cabeza del de *Ovis* que falta en la cabeza del astrágalo de *Proterotherium*. La troclea *tr* es en ambos ancha y profundamente excavada. La fosa *n* de la base del cuello del astrágalo de *Thoatherium*, se encuentra en el de *Ovis*. En el astrágalo de *Thoatherium* adelante de esta fosa, hay una arista transversal *ar* que la

delimita y separa de la superficie articular escafoidal *nv* de la cabeza; la misma arista aunque menos acentuada es visible en el astrágalo de *Ovis*, pero es mucho más acentuada en el astrágalo de otros artiodáctilos.

Vistos por el lado interno (figs. 24 o, 25 o), no se apercibe otra diferencia notable que la cabeza articular de *Thoatherium* que es menos espesa y menos convexa en su parte inferior. La pequeña

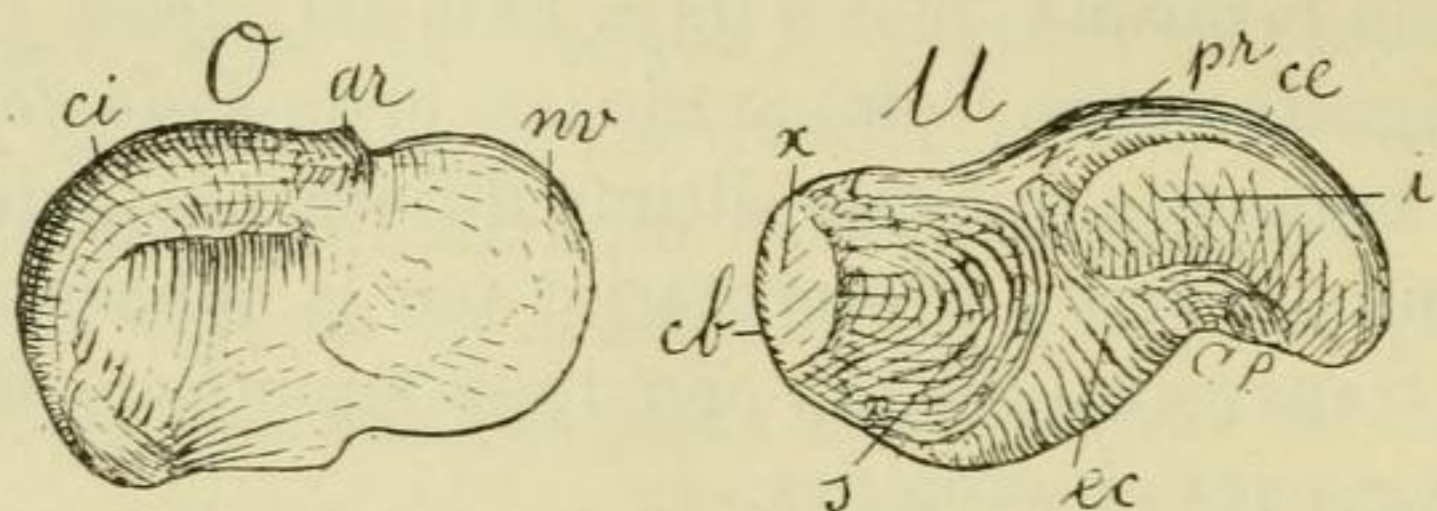


Fig. 24. *Ovis aries* L. Astrágalo izquierdo; o, visto por el lado interno; u, visto por el lado externo, en tamaño natural. Epoca actual.

punta ósea *ar* del astrágalo de *Ovis*, es la extremidad interna de la arista transversal del cuello arriba mencionada.

Sobre el lado externo (figs. 24 u, 25 u), la diferencia más notable consiste en que la gran escotadura lateral del astrágalo de *Thoathe-*

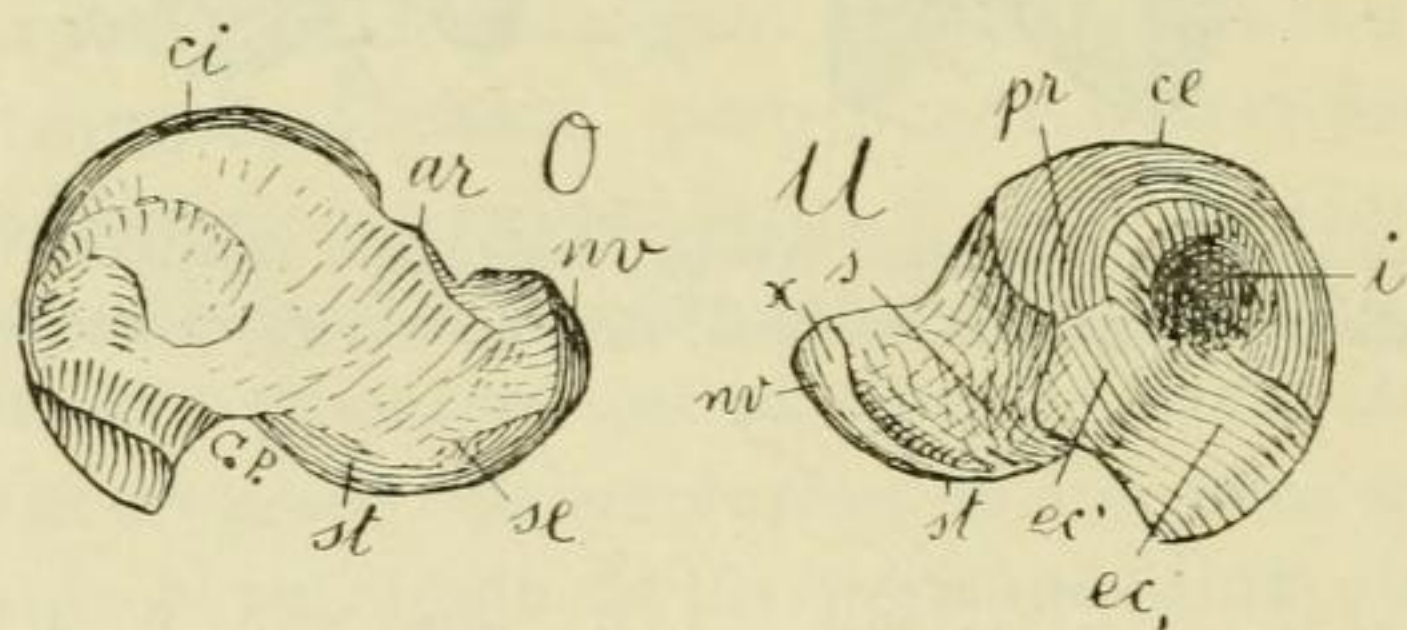


Fig. 25. *Thoatherium minusculum* Amgh. Astrágalo izquierdo; o, visto por el lado interno; u, visto por el lado externo, en tamaño natural. Eoceno superior (santacrucense) de Patagonia.

rium formada por la faceta ectal *ec*, falta en el de *Ovis*, porque la mencionada faceta perdió su forma cóncava y también su oblicuidad pasando de la cara inferior á la cara externa; este cambio fué acompañado de otro en la forma de la fosa ligamental astrágalo-peroneana *i* que tomó mayor extensión pero perdió la forma de pozo profundo tan característica de los proteroterios; en el astrá-

galo de *Ovis*, esta depresión ligamental está limitada hacia arriba por la línea semicircular *ce* del cóndilo externo absolutamente como en el astrágalo de *Thoatherium*. La faceta articular *ec* del lado externo del astrágalo de *Ovis* que se prolonga hasta abajo y da vuelta sobre el ángulo inferior del hueso para unirse sin discontinuidad con la articulación inferior única, es la faceta ectal *ec* de *Thoatherium* y de los demás ungulados, que en los artiodáctilos ha pasado al lado externo. La faceta suplementaria *x* del astrágalo de *Ovis* por medio de la cual se apoya sobre el calcáneo, es la misma faceta suplementaria *x* de la cabeza del astrágalo de *Thoatherium*, mientras que el espacio ligamentario *s* entre la faceta suplementaria *x* y la faceta ectal *ec* en este género es el mismo espacio ligamentario *s* que se ve en la misma posición en el astrágalo de *Ovis*. Esta superficie ligamentaria es el mismo surco ligamentario *s* del seno del tarso considerablemente enanchado y que en *Ovis*, del mismo modo que la faceta ectal, ha pasado á la cara externa, mientras que en los proteroterios conserva una posición intermediaria entre los artiodáctilos y los demás ungulados.

Las diferencias más profundas aparecen en la cara inferior (figs. 22 *i*, 23 *i*), en la cual el astrágalo de *Ovis* muestra una sola superficie articular *st* en vez de dos, *ec*, *st*, como en *Thoatherium* y en la generalidad de los mamíferos. Ya dije más arriba que la faceta ectal ha pasado de la cara inferior á la cara externa, de donde resulta que la faceta articular inferior única del astrágalo de los artiodáctilos, no se ha producido por la fusión de las dos facetas como en los casos precedentemente examinados, sino por un aumento de la faceta sustentacular que ocupó toda la cara inferior desalojando á la faceta ectal que pasó al costado externo del hueso.

Obsérvese que el astrágalo de *Thoatherium*, á pesar de poseer dos facetas articulares inferiores como el de *Paloplotherium*, se aproxima al de los artiodáctilos mucho más que el de este último género. Este mayor parecido proviene de la faceta sustentacular del astrágalo de *Thoatherium* que es más grande, y mucho más larga que la de *Paloplotherium* y convexa en sentido antero-posterior como en los artiodáctilos. Véase también que en el astrágalo de *Thoatherium* el surco *s* del seno del tarso se ha considerablemente enanchado y vuelto en parte lateral, mientras que la faceta ectal *ec* se ha achicado y vuelto hacia afuera tomando una posición oblicua precursora de la posición exclusivamente lateral que tiene en el astrágalo de los artiodáctilos.

Téngase igualmente bien presente que los proteroterios son los

únicos ungulados que coinciden con los artiodáctilos en tener un astrágalo con una cara articular inferior convexa en sentido antero-posterior y que se prolonga hacia adelante sin interrupción hasta confundirse con la superficie articular convexa destinada al escafoides.

La causa que ha producido esta faceta articular inferior larga y convexa de adelante hacia atrás es la misma que hasta cierto punto ha permitido la conservación de la articulación convexa de la cabeza del astrágalo; ambos caracteres son el resultado de un mo-

vimiento de rotación de la cabeza del astrágalo sobre el calcáneo y el escafoides.

En *Paloplotherium* y demás animales del grupo de los paleoterios, como también en los caballos, macroquenidos, tapires, etc., la faceta sustentacular es corta y plana, y la faceta ectal tiene una concavidad transversal que se adapta á una cresta transversal correspondiente del calcáneo; esto, unido á la faceta articular plana y transversal del escafoides, forma un sistema de articulaciones que da á la articulación del pie una gran solidez, y no permite casi ningún movimiento del astrágalo sobre el calcáneo. La relación de las facetas es tal, que ambos huesos vistos de abajo articulados en po-

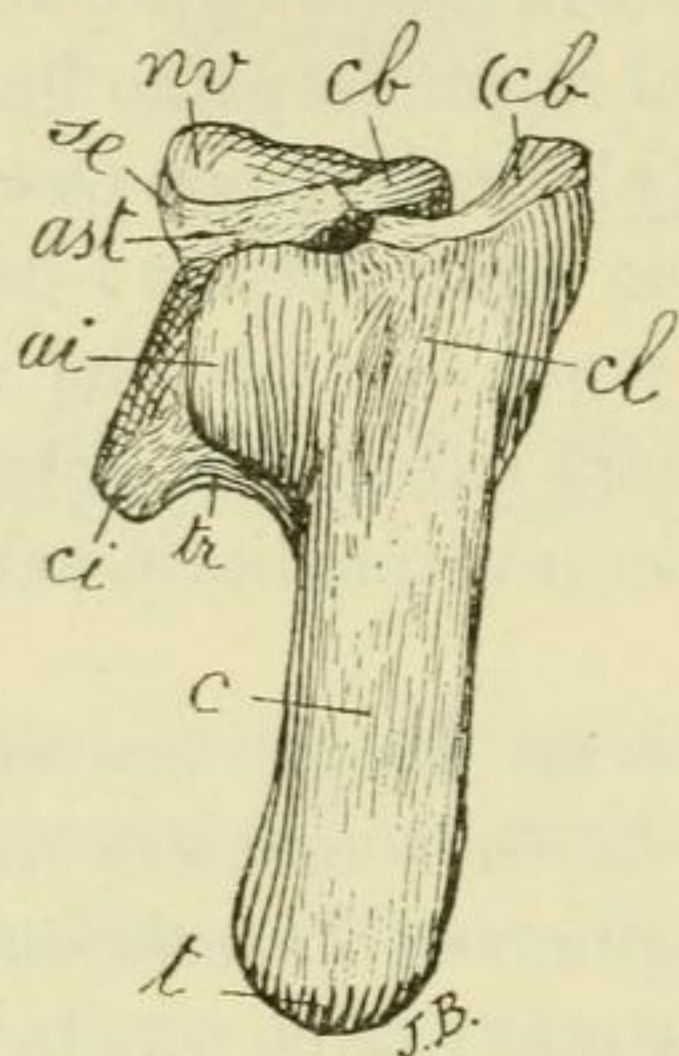


Fig. 26. *Paloplotherium minus* Cuv. Astrágalo y calcáneo del lado izquierdo, articulados, vistos de abajo, en tamaño natural. *cl*, calcáneo; *cb*, faceta cuboidal del calcáneo; *ai*, apófisis sustentacular ó interna del calcáneo; *c*, cuerpo del calcáneo; *t*, tuberosidad del calcáneo; *ast*, astrágalo; *nv*, faceta escafoidal; *cb*, faceta cuboidal; *se*, faceta para el tibial ó sesamoideo interno; *tr*, tróclea; *ci*, cóndilo interno. Eoceno superior de Francia.

sición natural (fig. 26) el calcáneo cubre completamente la faceta sustentacular del astrágalo, de la que no se ve ningún vestigio.

No sucede lo mismo con el astrágalo de los proteroterios. En éstos, la faceta ectal, aunque con la misma cavidad transversal, ésta es más oblicua y se adapta á una cresta del calcáneo colocada lateralmente y que desciende de arriba hacia abajo, de manera que ambos huesos se articulan de una manera más floja y más móvil, que permite á esta región del hueso un movimiento considerable de afuera hacia adentro y de arriba hacia abajo, para producir la

flexión ó plegamiento del pie en dirección dorsal. La cabeza articular del astrágalo era el eje de este movimiento de extensión y doble flexión del pie, de modo que podía efectuar un movimiento de rotación sobre el calcáneo de una extensión considerable. Vistos estos dos huesos de abajo articulados en su posición natural (fig. 27), el calcáneo deja á descubierto una parte considerable de la región anterior de la faceta sustentacular *st* del astrágalo que se

extiende hacia adelante del borde anterior *c*) de la apófisis sustentacular *ai* del calcáneo; esta parte á descubierto de la faceta sus-

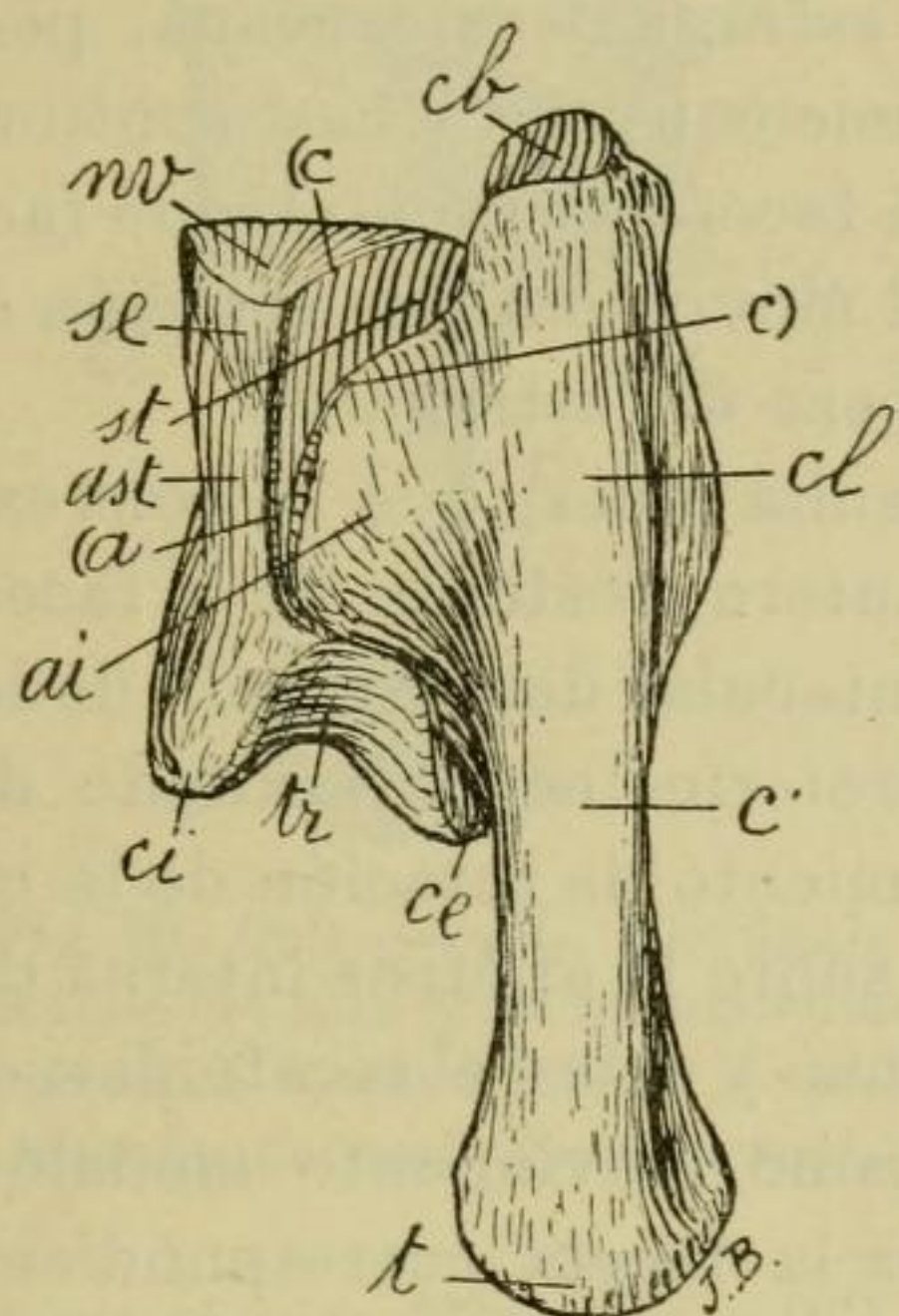


Fig. 27. *Thoatherium minusculum* Amgh. Calcáneo y astrágalo del lado izquierdo, articulados en posición normal, vistos de abajo en tamaño natural. *c*), borde anterior de la apófisis sustentacular del calcáneo. (*c*, borde anterior de la faceta sustentacular del astrágalo; *cb*, faceta cuboital del calcáneo; *ce*, cóndilo externo del astrágalo; (*a*, arista que limita al lado interno la faceta sustentacular del astrágalo. Las demás letras como en la figura 26. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

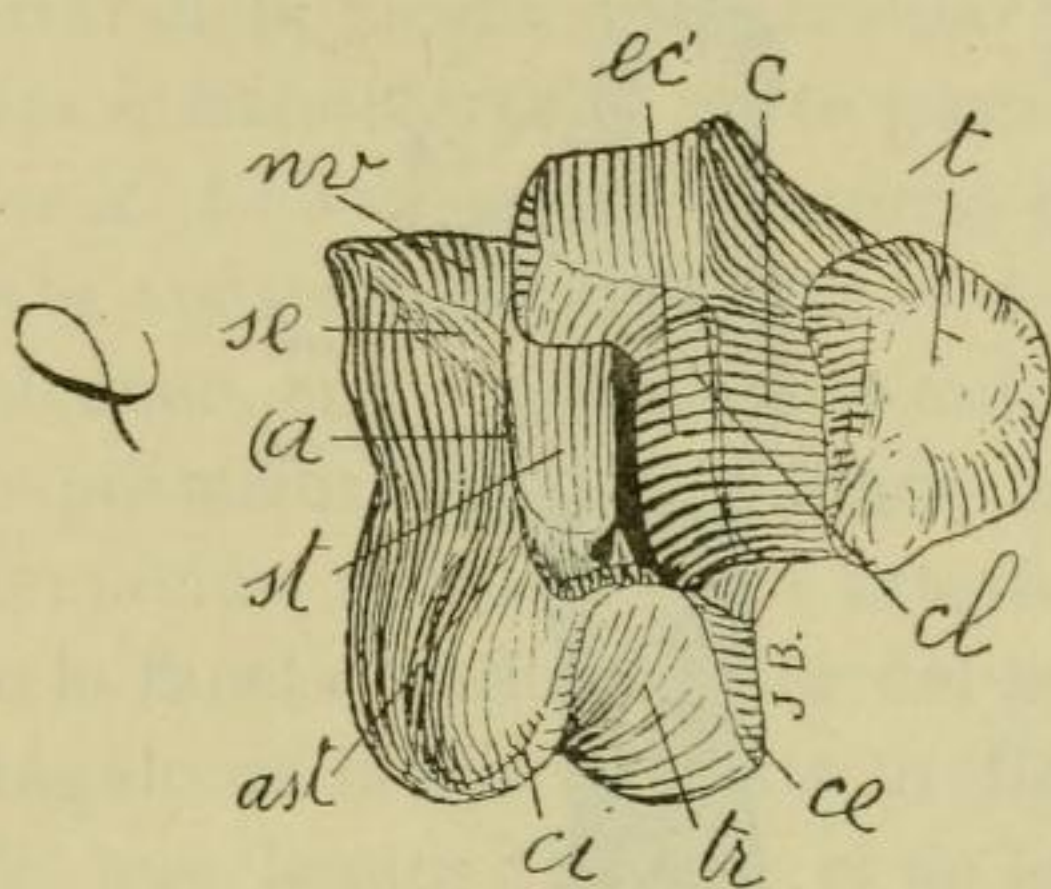


Fig. 28. *Thoatherium minusculum* Amgh. Calcáneo y astrágalo del lado izquierdo, articulados en flexión dorsal, vistos de abajo, en tamaño natural. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

tentacular del astrágalo cuyo límite anterior está indicado por la letra (*c*, representa la extensión máxima del movimiento de rotación de la cabeza del astrágalo sobre el calcáneo. En la flexión

dorsal, la parte posterior del astrágalo se levanta hacia arriba y la cabeza articular retrocede hasta que la extremidad anterior (*c* de la faceta sustentacular se coloca debajo del borde anterior *c*) de la faceta correspondiente del calcáneo y de su apófisis interna *ai*. En esta posición (fig. 28) el calcáneo forma con el astrágalo un ángulo casi recto, su borde anterior *c*) se ha corrido hacia adelante hasta el borde (*c* del astrágalo cubriendo toda la parte anterior de

la faceta sustentacular, pero en cambio, detrás deja visible y á descubierto la parte posterior de la misma. Este movimiento de la cabeza del astrágalo es facilitado por la faceta sustentacular del calcáneo que es de superficie cóncava y se extiende hacia adelante hasta el mismo borde del hueso (fig. 29); la parte anterior de esta faceta corresponde á la faceta suplementaria *x* del astrágalo. En *Paloplotherium*, *Tapirus*, *Equus*, etc., esta faceta suplementaria *x* del astrágalo se une á la faceta escafoidal por una arista aguda que aumenta la solidez de la articulación astrágalo-calcaneana, pero en los proteroterios forma una superficie convexa y casi continua

con la faceta escafoidal, que facilita el movimiento de rotación de la cabeza del astrágalo.

Resulta pues, que la convexidad antero-posterior de la faceta sustentacular del astrágalo de los proteroterios es el resultado del movimiento de rotación de la cabeza sobre la apófisis interna del calcáneo y sobre el escafoides; este mismo movimiento modeló á su vez la faceta correspondiente del calcáneo, sobre la cual se apoya la faceta sustentacular del astrágalo. Como la parte interna del astrágalo es bastante más ancha que la apófisis interna ó sustentacular del calcáneo, el borde antero-interno *c*) de esta apófisis

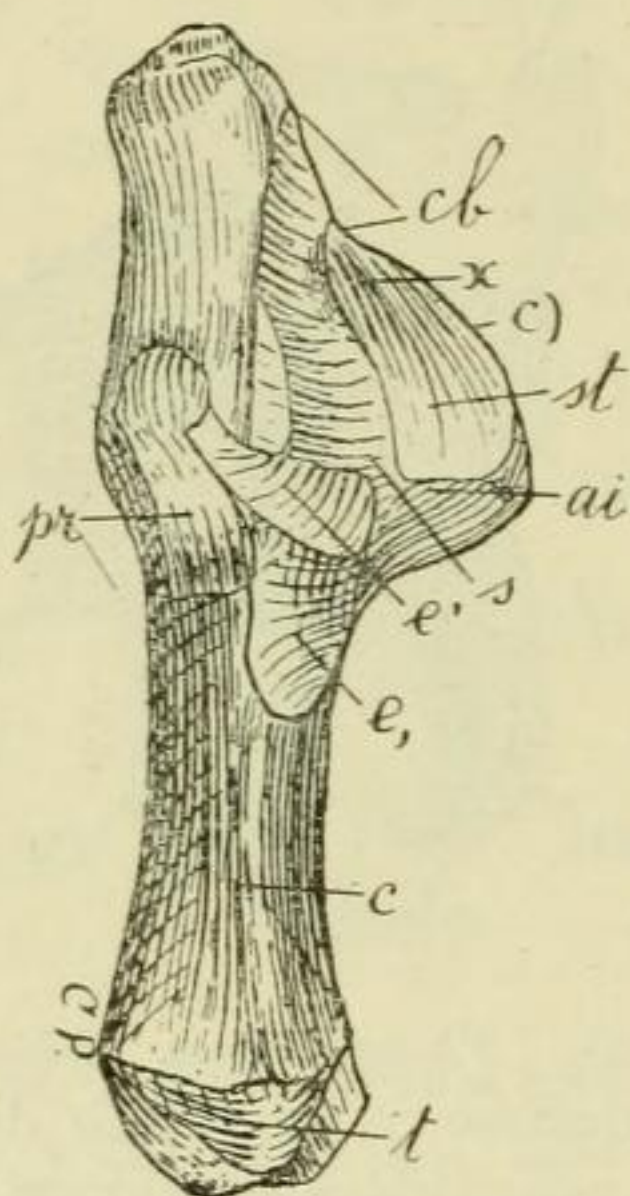


Fig. 29. *Toatherium minusculum* Amgh. Calcáneo izquierdo, visto de arriba, en tamaño natural. Eoceno superior (santacrucense) de Patagonia.

en su movimiento antero-posterior sobre el astrágalo, ha dado origen á la arista (*a* (figs. 23 y 35) que limita al lado interno la faceta sustentacular del astrágalo. Al lado interno de esta arista, en la parte anterior del astrágalo, se ve una faceta articular pequeña se destinada al tibial ó sesamoideo interno, el cual, adelante se articulaba también con el escafoides. Este hueso suplementario, y por consiguiente la faceta articular correspondiente se, existe en todos los proteroterios, en todos los macroquenidos y he constatado su presencia en los paleoterios, encontrándose particularmente desarrollado en el género *Paloplotherium* (figs. 21 y 26).

El astrágalo de los artiodáctilos presenta estos mismos caracteres fundamentales de los proteroterios llevados á un más alto grado de especialización.

En el astrágalo y calcáneo de *Ovis* (fig. 30) vistos de abajo articulados en su posición normal se ve á descubierto la parte anterior de la faceta sustentacular *st* cuyo límite anterior está indicado

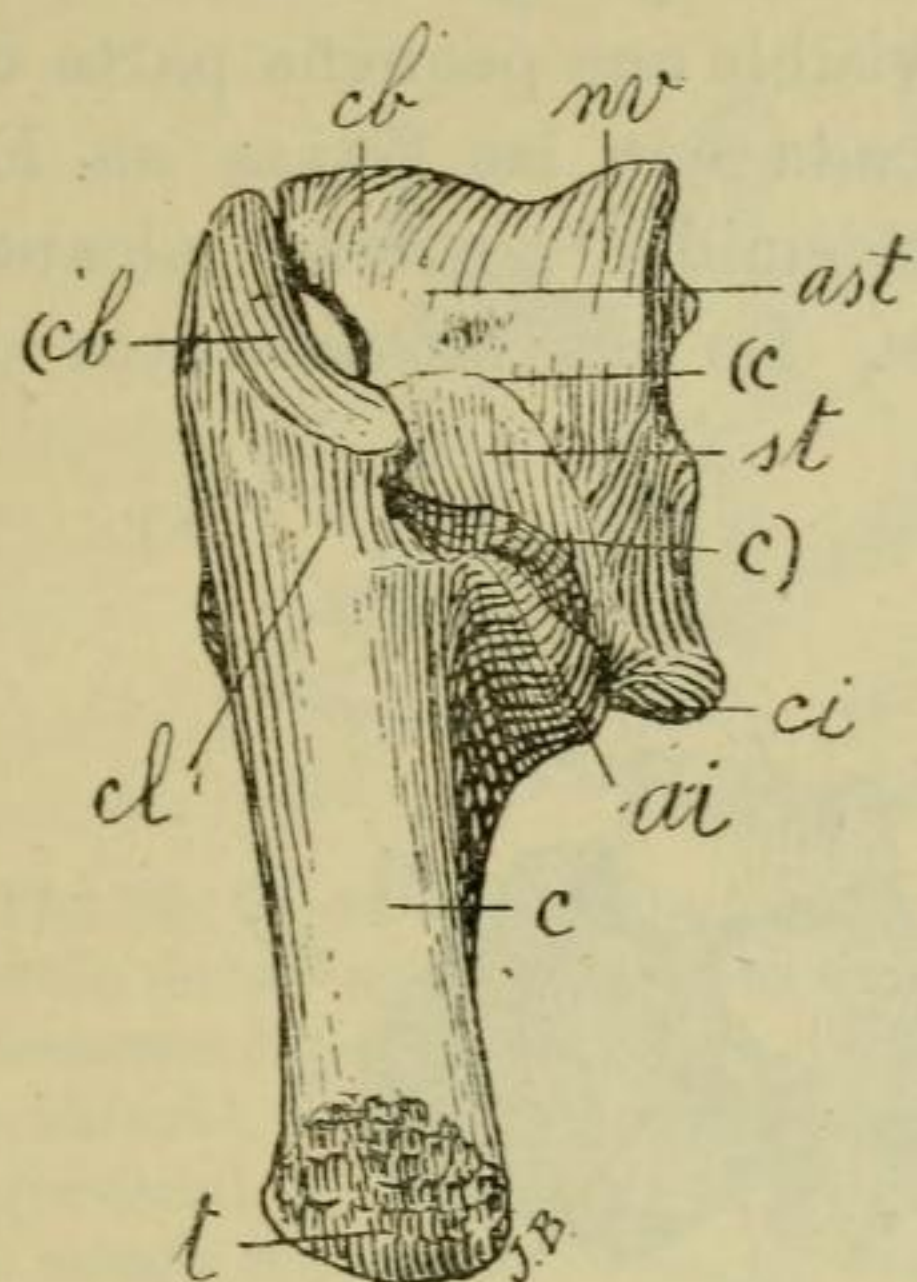


Fig. 30. *Ovis aries* L. Astrágalo y calcáneo del lado derecho, articulados en posición normal, vistos de abajo, en tamaño natural. Época actual.

por el signo (*c*; se prolonga, pues, hacia adelante del borde *c*) de la apófisis interna del calcáneo todavía más que en los proteroterios. Colocada la cabeza del astrágalo en su mayor regresión hacia atrás correspondiente á su máxima flexión dorsal (fig. 31) entonces el calcáneo cubre la parte anterior de la faceta sustentacular y deja á descubierto la parte posterior *st*. El borde antero-interno *c*) de la apófisis sustentacular *ai* del calcáneo, en su movimiento antero-posterior ha determinado la formación sobre el lado interno de la faceta sustentacular del astrágalo de la misma arista (*a* (fig. 22) que hemos visto en el de los

proteroterios (figs. 23 y 27). En el astrágalo de *Ovis*, de lo único que no se ha conservado vestigios es de la faceta *se* de los proteroterios, destinada al tibial.

La única diferencia aparentemente fundamental entre el astrágalo de los proteroterios y el de los artiodáctilos, reside en la superficie articular doble de la cabeza del astrágalo de estos últimos, pero es indudable que se trata de un carácter adquirido posteriormente á la bifurcación de ambos grupos. La dificultad reside en determinar cómo pudo haberse formado la faceta para el cuboides y cómo pudo enancharse la cabeza conservándose en su antigua posición la faceta suplementaria *x* y el surco ó zona ligamental *s* de los proteroterios.

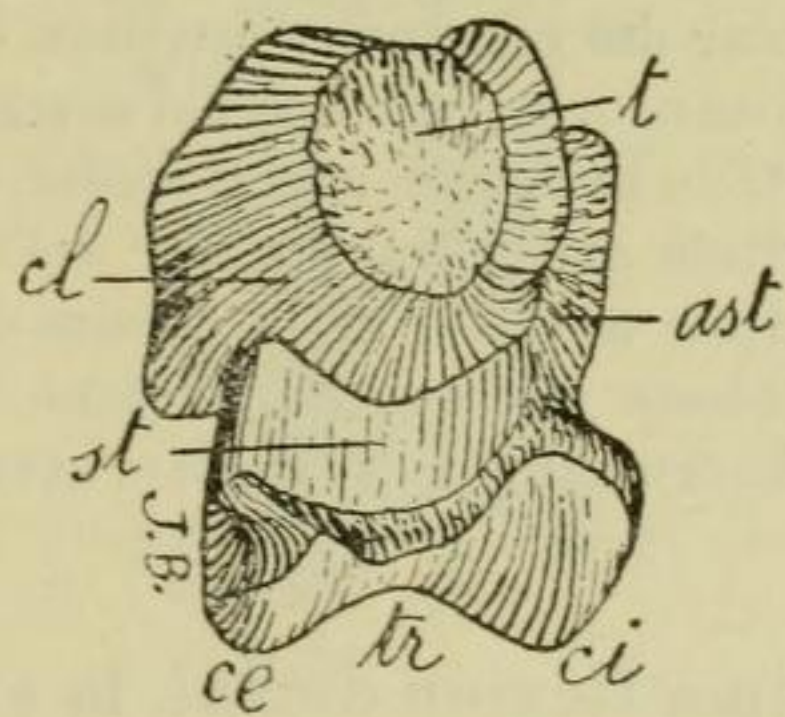


Fig. 31. *Ovis aries* L. Astrágalo y calcáneo del lado derecho articulados en flexión dorsal máxima, vistos de abajo, en tamaño natural. Época actual.

Si se articula el calcáneo, el astrágalo y el escafoides de un proteroterio (fig. 32), mirándolos de adelante, se ve que entre la faceta articular oblicua *cb* del calcáneo destinada al cuboides y el escafoides *nv* hay un gran hueco que disminuye gradualmente de diámetro pero en cuyo fondo aparece visible una pequeña parte de la cabeza articular del astrágalo, indicada con las letras *aa*. En este hueco penetra el cuboides, y su extremidad posterior alcanza á ponerse en contacto con el astrágalo. En los movimientos de

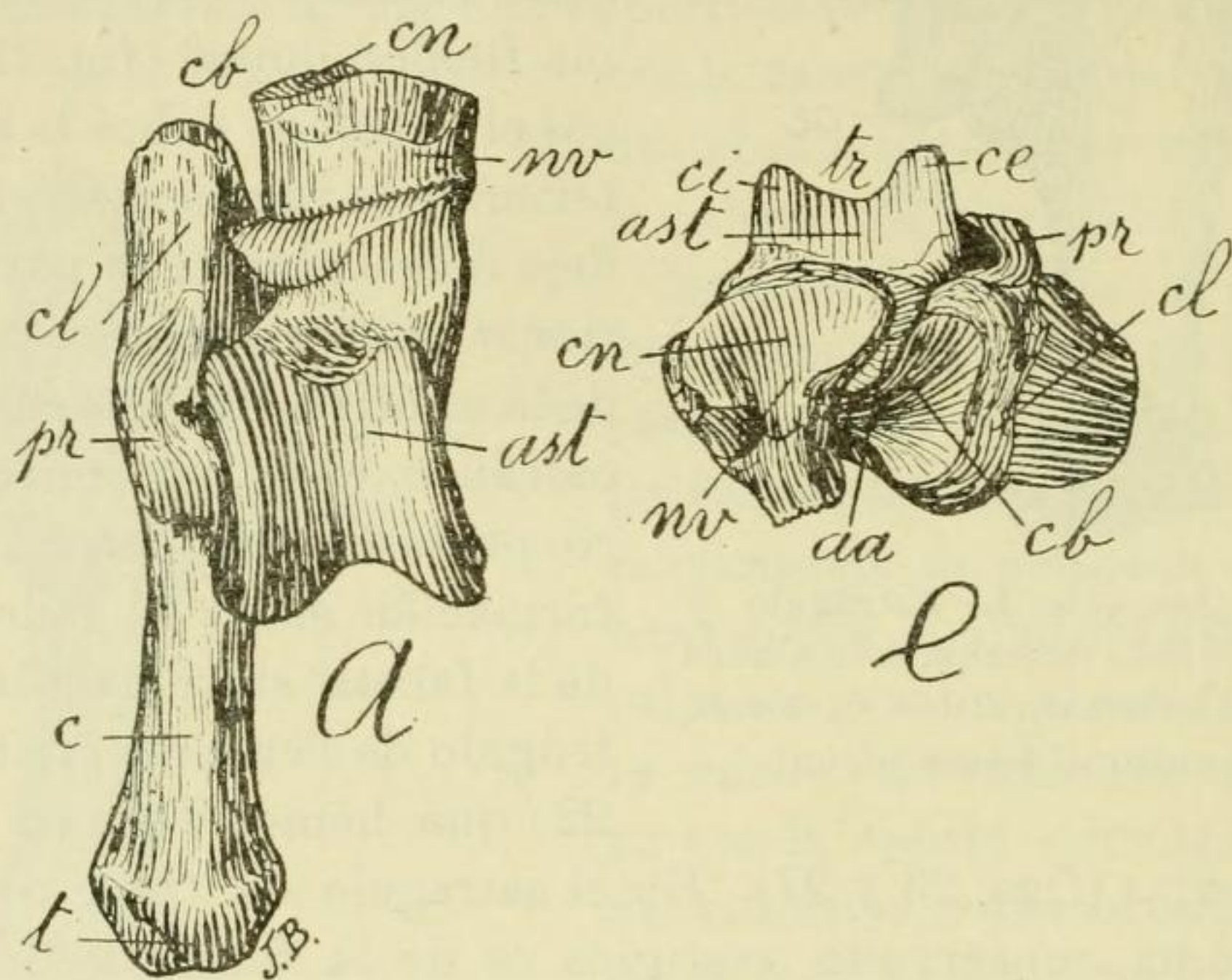


Fig. 32. *Thoatherium minusculum* Amgh. Calcáneo, astrágalo y escafoides del lado izquierdo, articulados en posición normal. *a*, vistos de arriba, y *e*, vistos de adelante, en tamaño natural. *ast*, astrágalo; *cl*, calcáneo; *nv*, escafoides; *pr*, faceta articular del calcáneo destinada al peroné; *c*, cuerpo del calcáneo; *t*, tuberosidad del calcáneo; *tr*, troclea del astrágalo; *ci*, cóndilo interno; *ce*, cóndilo externo; *cn*, superficie articular anterior del escafoides destinada al cuneiforme externo; *cb*, superficie articular anterior del calcáneo destinada al cuboides; *aa*, parte de la superficie anterior de la cabeza del astrágalo visible en el fondo del hueco entre el calcáneo y el escafoides y en la cual toca la extremidad posterior del cuboides. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

máxima flexión dorsal, la extremidad posterior del cuboides corría sobre el borde externo de la cabeza articular del astrágalo. Es lo que demuestra muy bien un pie de *Thoatherium* con los huesos conservados en su posición por un cemento ó ganga calcárea muy dura. Este pie está articulado en su máxima flexión dorsal y de él he sacado el calcáneo para dejar visible el astrágalo, el escafoides y el cuboides en la misma posición como se encuentran articu-

lados (fig. 33). Se ve muy bien que el escafoides *nv*, deja á descubierto una banda angosta de la cabeza articular del astrágalo so-

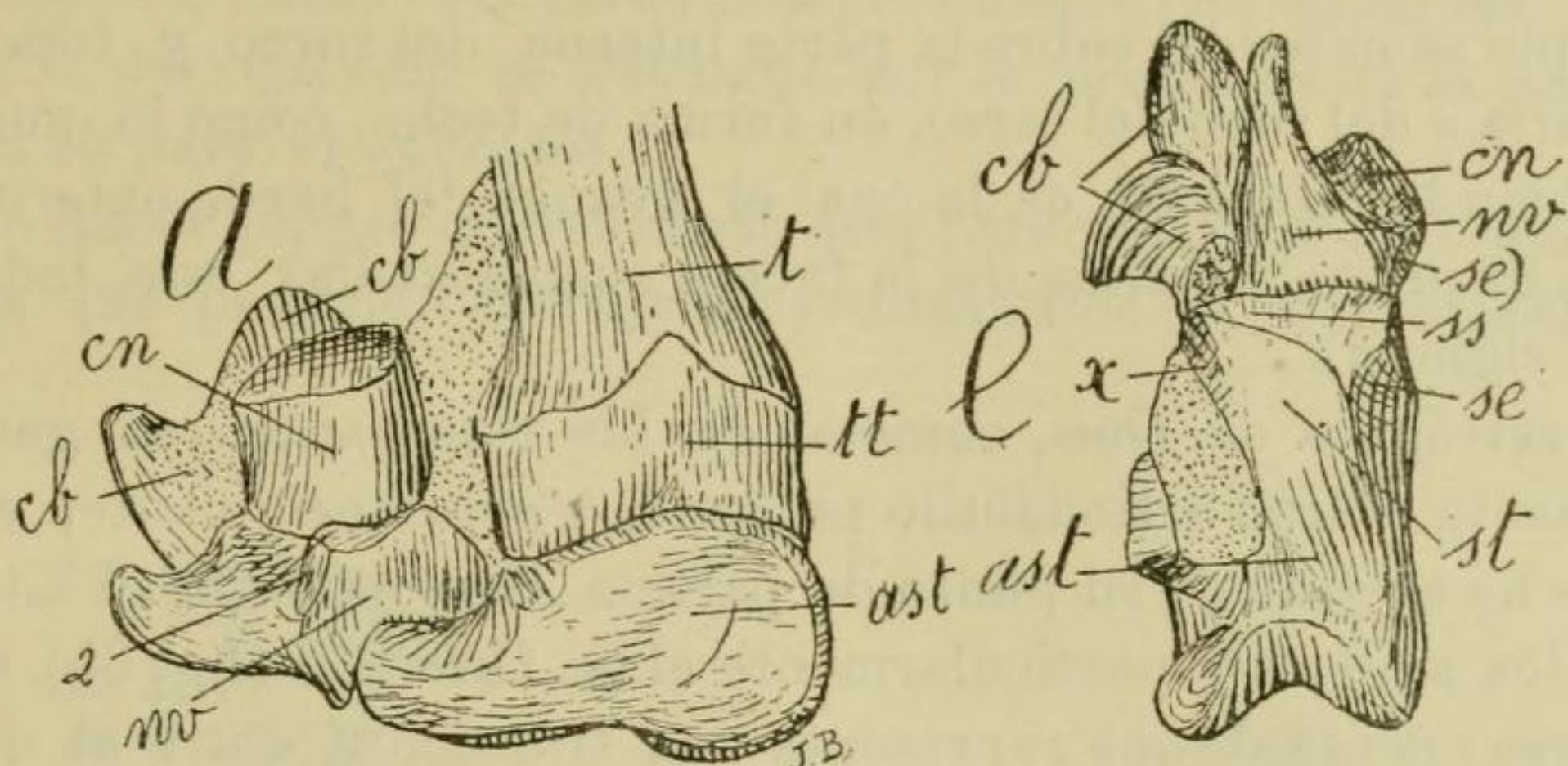


Fig. 33. *Thoatherium minusculum* Amgh. Pie derecho encontrado articulado en flexión dorsal máxima, con los huesos conservados en su posición por una ganga ó cemento calcáreo muy duro, visto: *a*, por el lado externo, y *e*, de abajo, en tamaño natural. Las partes puntuadas indican los depósitos de cemento calcáreo. *t*, parte distal del cuerpo de la tibia; *tt*, parte epifisaria de la tibia; *ast*, astrágalo; *nv*, escafoides; *cb*, cuboides; *cn*, cuneiforme externo; 2, faceta para la extremidad proximal rudimentaria del segundo metatarsiano; *ss*, superficie articular de la cabeza del astrágalo destinada al escafoides y en muy pequeña parte al cuboides; *st*, faceta sustentacular del astrágalo; *x*, faceta articular suplementaria del astrágalo para punto de apoyo sobre el calcáneo; *se*, faceta del astrágalo para el tibial ó sesamoideo interno; *se)* superficie articular en el escafoides para el mismo hueso tibial. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

bre la cual venía á descansar la extremidad del cuboides, extremidad que falta en el ejemplar figurado por haberse roto. Hay ejemplares, que presentan un principio de faceta distinta para el cuboides; la figura 34 representa uno que se encuentra en este caso.

Una vez obtenido este punto de apoyo, la extremidad posterior del cuboides, obrando como una cuña, empujó al escafoides de más en más hacia adentro, y se enanchó gradualmente su punto de apoyo en la cabeza del astrágalo hasta producirse la diplartria perfecta sin que se modificara sensiblemente la cara externa de este último hueso ni la posición de la faceta suplementaria *x*.

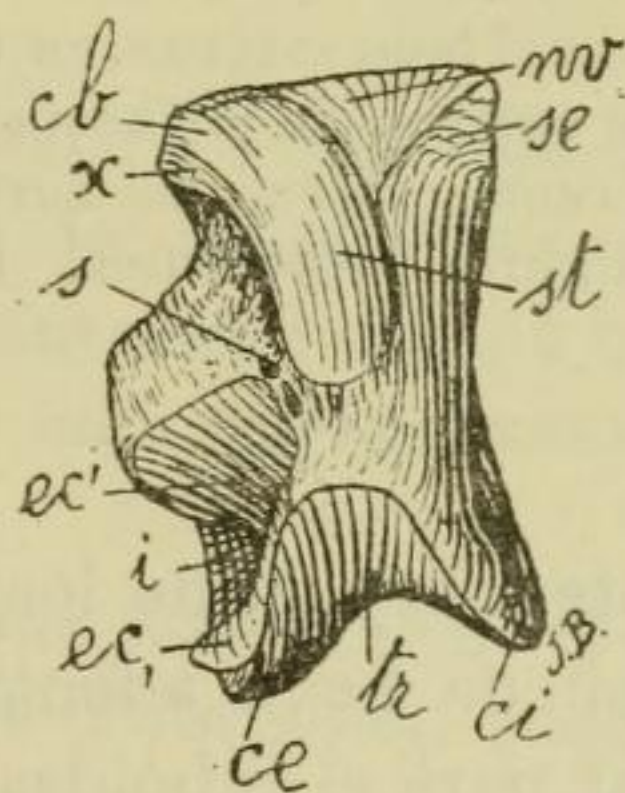


Fig. 34. *Thoatherium minusculum* Amgh. Astrágalo derecho, visto de abajo, en tamaño natural, mostrando una faceta distinta *cb* para el cuboides. Eoceno superior (santacrucense) de Patagonia.

El enanchamiento de la faceta articular inferior sustentacular del astrágalo hacia el lado externo, se produjo por un avance de osificación, ó más propiamente dicho, por la formación de una parte ósea que se extendió sobre la parte interna del surco y fosa ligamentaria s del seno del tarso, en forma de techo, como lo muestra muy bien la figura 34, en la cual el avance del borde externo en forma de arista ó lámina de la faceta sustentacular esta indicado por el signo *a*). •

El astrágalo de *Ovis*, como el de los ruminantes en general, representa el tipo artiodáctilo perfecto, y por consiguiente, el que más se ha alejado de su punto de partida. Si se examina el astrágalo de los suideos y particularmente el de *Dicotyles* (fig. 35), es fácil darse cuenta de que representa una transición entre el de los

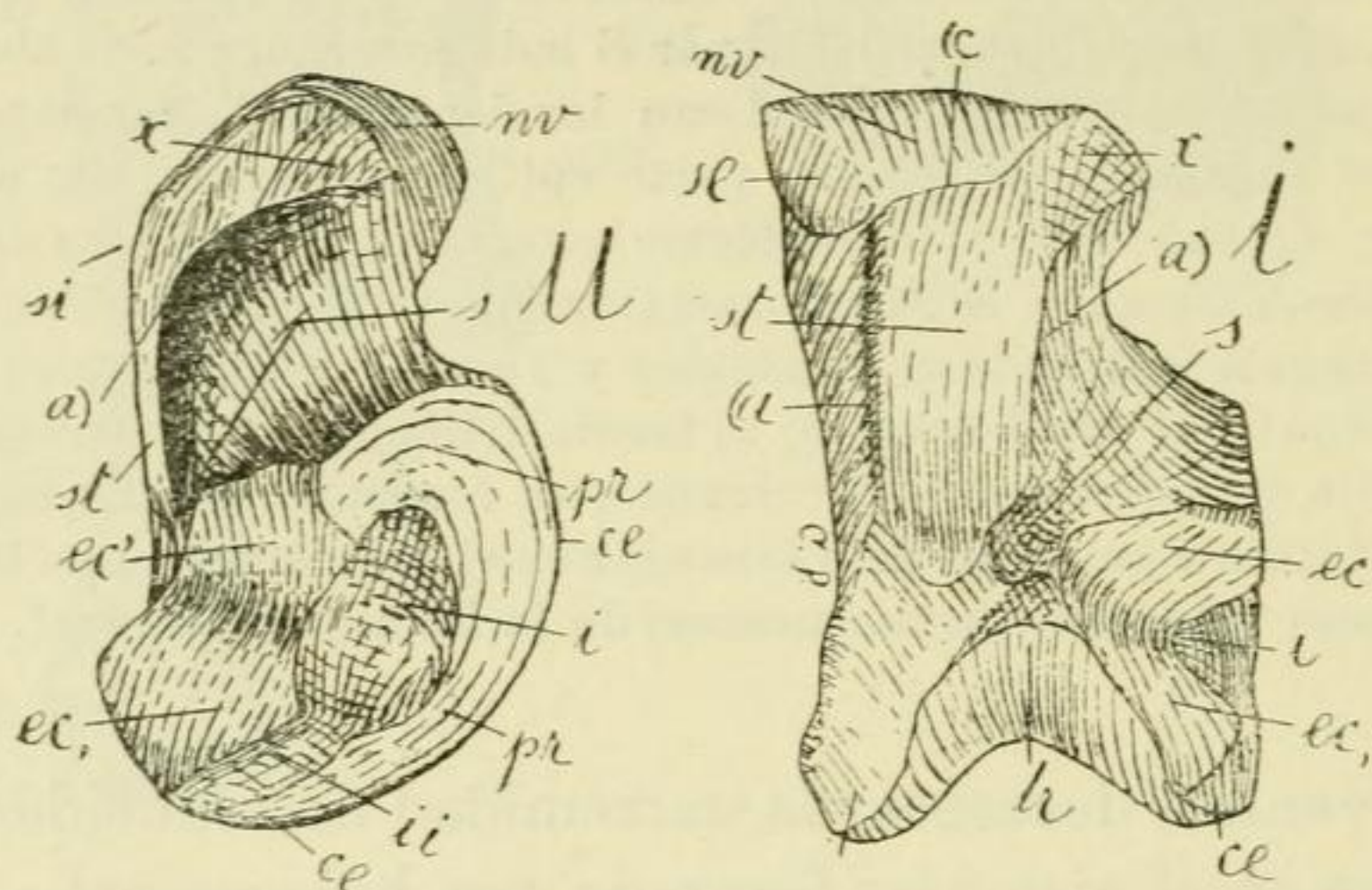


Fig. 35. *Licaphrium Floweri* Amgh. Astrágalo izquierdo; *i*, visto de abajo, y *u*, visto por el lado externo, en tamaño natural. *a*), arista ó lámina ósea de avance del borde externo de la faceta sustentacular; *i*, fosa ligamental astrágalo-peroneana; *ii* rama externa del surco vascular transversal. Las demás letras como en las figuras precedentes. Eoceno superior (santacruzense) de la Patagonia austral.

proteroterios y el de los ruminantes. La cabeza se presenta un poco oblicua hacia adentro como en los proteroterios, y la faceta articular para el cuboides es menos convexa en sentido transversal que la del escafoides.

Este parecido es todavía mayor con algunos de los antiguos géneros extinguidos del mismo grupo. Bajo este punto de vista es notable el astrágalo de *Homacodon priscus* (fig. 37), del eoceno de la América del Norte. Por la forma del cuerpo del hueso y de la troclea, la fosa *n* de la base del cuello y la arista trans-

versal *ar* que la delimita, por el cuello prolongado, por lo angosto de la cabeza y su oblicuidad bien acentuada hacia el lado interno, este hueso concuerda completamente con el de los proteroterios, del cual sólo se distingue por la presencia de la pequeña faceta *cb* para el cuboides.

Con haber puesto en evidencia este parecido, supongo que no se creará que pretendo derivar los artiodáctilos de los proteroterios;

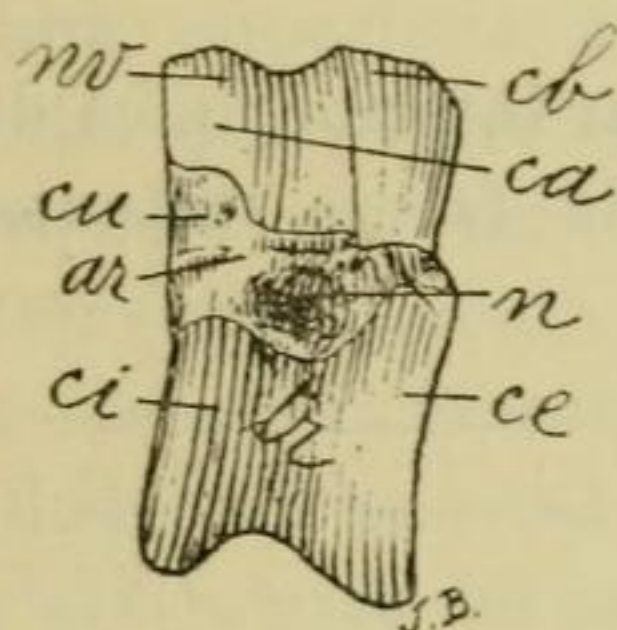


Fig. 36. *Dicotyles labiatus* Cuv. Astrágalo derecho, visto de arriba, en tamaño natural. Epoca actual. República Argentina.

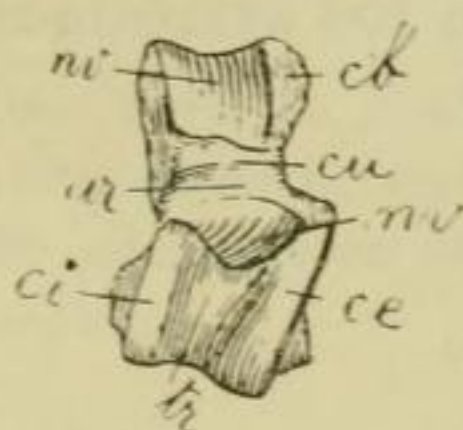


Fig. 37. *Homacodon priscus* Marsh. Astrágalo derecho, visto de arriba según Marsh, en tamaño natural. Eoceno superior de los Estados Unidos.

los hechos expuestos sólo demuestran, aunque con una exactitud casi matemática, que los proteroterios y los artiodáctilos tienen el mismo origen, esto es, que se han bifurcado partiendo de un mismo tronco.

Ese tronco son los condilartros. Años hace ya que dije que los artiodáctilos bunodontes debían derivar de *Didolodus* ó por lo menos de un género muy parecido. Ese antecesor común cercano de *Didolodus* es el género *Lambdaconus* con muelas bunodontes como las de los suideos.

Los géneros norteamericanos *Phenacodus* y *Euprotogonia*, como también *Notoprotogonia* y *Didolodus* de Patagonia, quedan excluidos de esta línea á causa del astrágalo perforado, pues por este carácter representan ramas laterales y probablemente extinguidas.

El astrágalo de *Lambdaconus* (fig. 38) carece de perforación y coincide en todos sus principales detalles con el de los proteroterios, incluso en la forma y disposición de las facetas articulares inferiores; la única diferencia algo importante consiste en la faceta

sustentacular *st* un poco menos convexa de adelante hacia atrás y con un borde anterior que todavía la conserva independiente de la superficie articular *nv* del escafoides. Visto de arriba, es también casi completamente igual al de *Homacodon*; entre ambos, la única diferencia apreciable consiste en la presencia de la pequeña faceta cuboidal *cb* sobre la cabeza articular del último.

Estos hechos, parecen indicar que la diferenciación de los artiodáctilos bunodontes de la línea que de *Lambdaconus* conduce á los proteroterios tuvo lugar en Sud América y no en Euroasia como antes lo suponía.

Ya dije más arriba, que la faceta articular inferior única del astrágalo de los artiodáctilos, corresponde á la faceta sustentacular

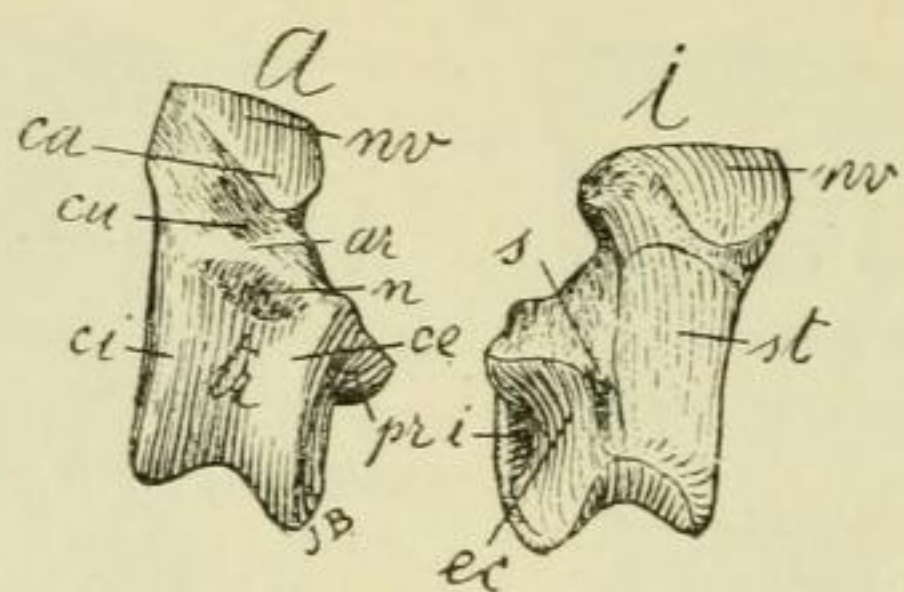


Fig. 38. *Lambdaconus porcus* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylo-pense superior).

que aumentó de extensión desalojando á la faceta ectal que pasó al lado externo. Réstame por agregar que, á pesar de este cambio de ubicación, ambas facetas se han fusionado en unos casos mientras que en otros han permanecido separadas.

En el astrágalo de *Ovis*, como lo demuestran las figuras 22 y 24, la faceta sustentacular *st* de la cara inferior llega hasta sobre el mismo borde, dando vuelta al lado externo para formar con la faceta ectal *ec* una superficie articular continua que ha hecho desaparecer todo vestigio del surco del seno del tarso, pero queda adelante, completamente aislada, la parte anterior en forma de fosa ligamental poco profunda.

La fusión de las dos facetas se ha producido también en el calcáneo (fig. 39). La faceta sustentacular *st* ha cambiado de posición, avanzando al lado interno, volviéndose vertical y colocándose

transversalmente de modo que mira hacia adelante. La faceta ectal *ec* también avanzó más allado externo tomando una posición vertical, pero en vez de mirar hacia adelante mira hacia el lado interno, pues ocupa el costado interno de la protuberancia convexa externa que lleva la faceta de apoyo para el peroné. Ambas facetas articulares, ectal y sustentacular, aparecen unidas por una superficie articular continua que ocupa el fondo del espacio angular que las pone en comunicación.

En otros ruminantes y en los suideos en general, las facetas articulares del astrágalo á pesar de estar colocadas en la misma posición, permanecen separadas por el surco del seno del tarso que de la cara inferior pasó á la externa.

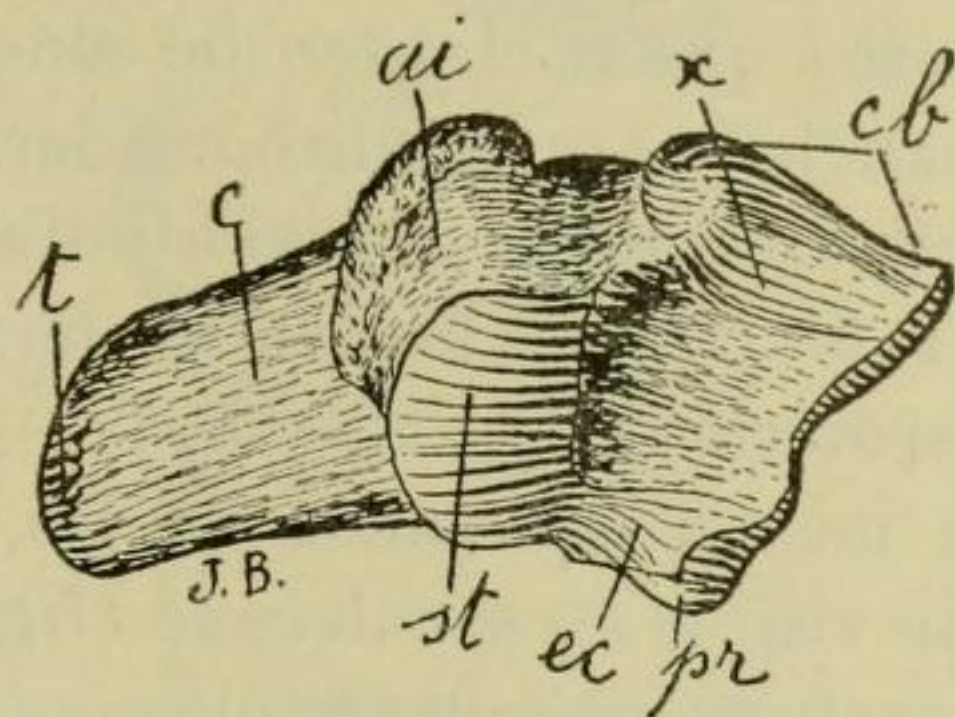


Fig. 39. *Ovis aries* L. Calcáneo derecho visto oblicuamente por el costado interno y de adelante en tamaño natural. Epoca actual.

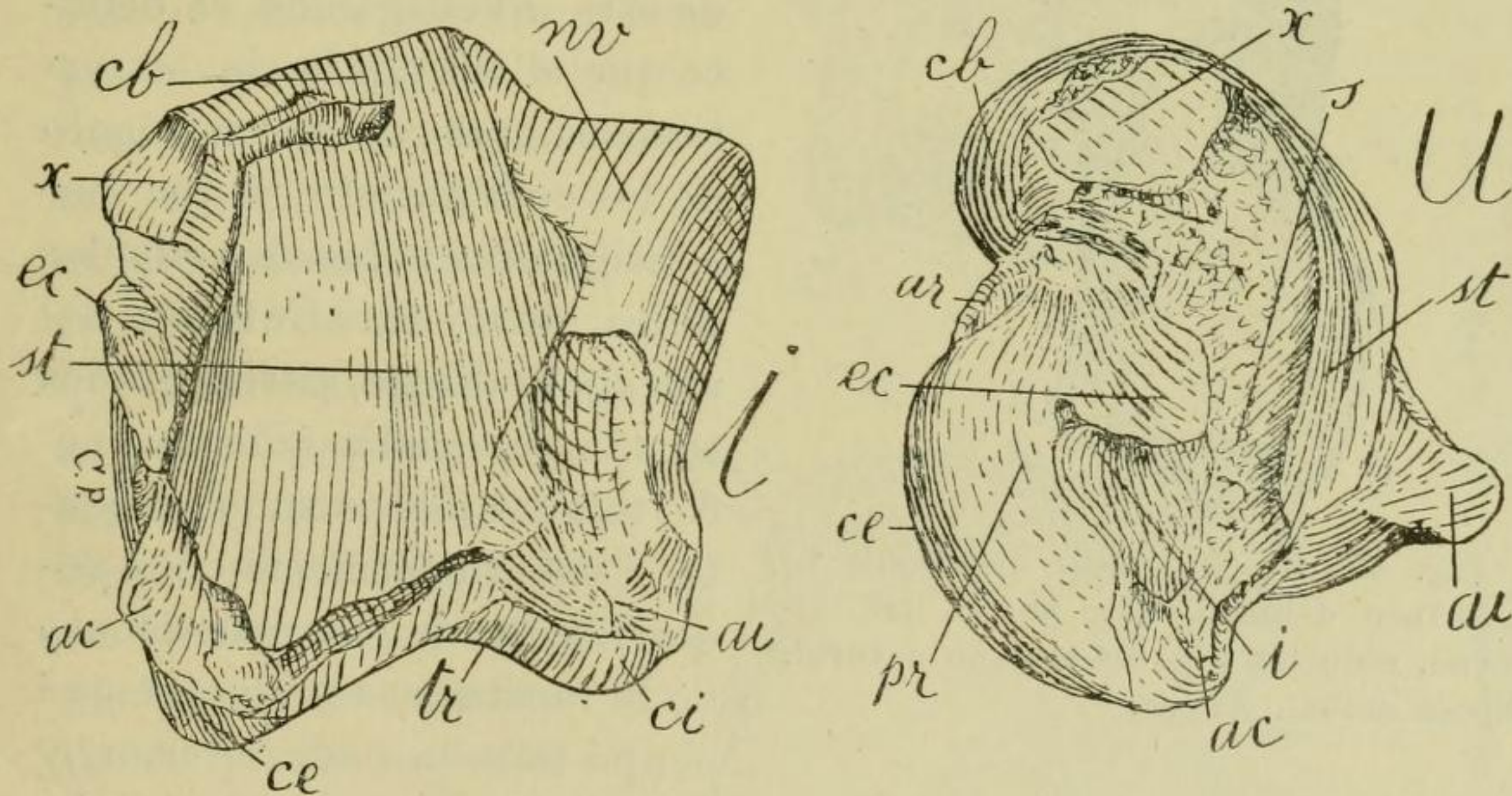


Fig. 40. *Hippopotamus amphibius* L. Astrágalo derecho; *i*, visto de abajo, y *u*, visto por el lado externo, reducido á $\frac{1}{2}$ del tamaño natural. Epoca actual. Africa.

Uno de los ejemplos más instructivos es el del astrágalo del hipopótamo (fig 40). La faceta sustentacular al llegar al borde forma una pequeña curva, pasando al lado externo en donde se inte-

rumpe bruscamente. Más arriba aparece la faceta ectal *ec*, de tamaño pequeño y que se continúa formando una sola superficie articular con la faceta *pr* que sirve de apoyo al peroné. Entre ambas superficies (ectal *ec* y sustentacular *st*) hay un espacio ligamentario angosto *s* que es el surco del seno del tarso; más adelante este surco se enancha de un modo considerable hasta constituir una gran depresión ligamentaria casi absolutamente idéntica en forma y posición á la que se observa en la vista externa de los astrágalos de proteroterios (figs. 25 y 35).

La misma separación en las facetas correspondientes es igualmente visible en el calcáneo (fig. 41). Este hueso, muestra además la superficie articular suplementaria *x* completamente plana, mientras que en los ruminantes es de superficie cóncava. En los pro-

teroterios (fig. 29) la faceta articular suplementaria *x* se encuentra fusionada con la sustentacular, pero la parte que la representa es igualmente cóncava como en los ruminantes.

Reasumiendo el resultado de esta investigación, se deduce que el astrágalo de los artiodáctilos deriva del astrágalo de los condilartros, y que por consiguiente la faceta articular única de la cara inferior del astrágalo de los paridigitados es una especialización de época relativamente muy reciente. Esta conformación fué adquirida por un enanchamiento de la faceta sustentacular que ocupó toda la cara inferior, y

por un cambio en la posición de la faceta ectal que pasó al lado externo. Las mencionadas facetas, en unos casos se han fusionado constituyendo una superficie articular continua que pasa de la cara inferior á la externa, mientras que en otros han permanecido separadas.

La fusión de las dos facetas articulares inferiores en una sola, encuéntrase en varios otros ungulados, pero siempre como el resultado de una evolución secundaria.

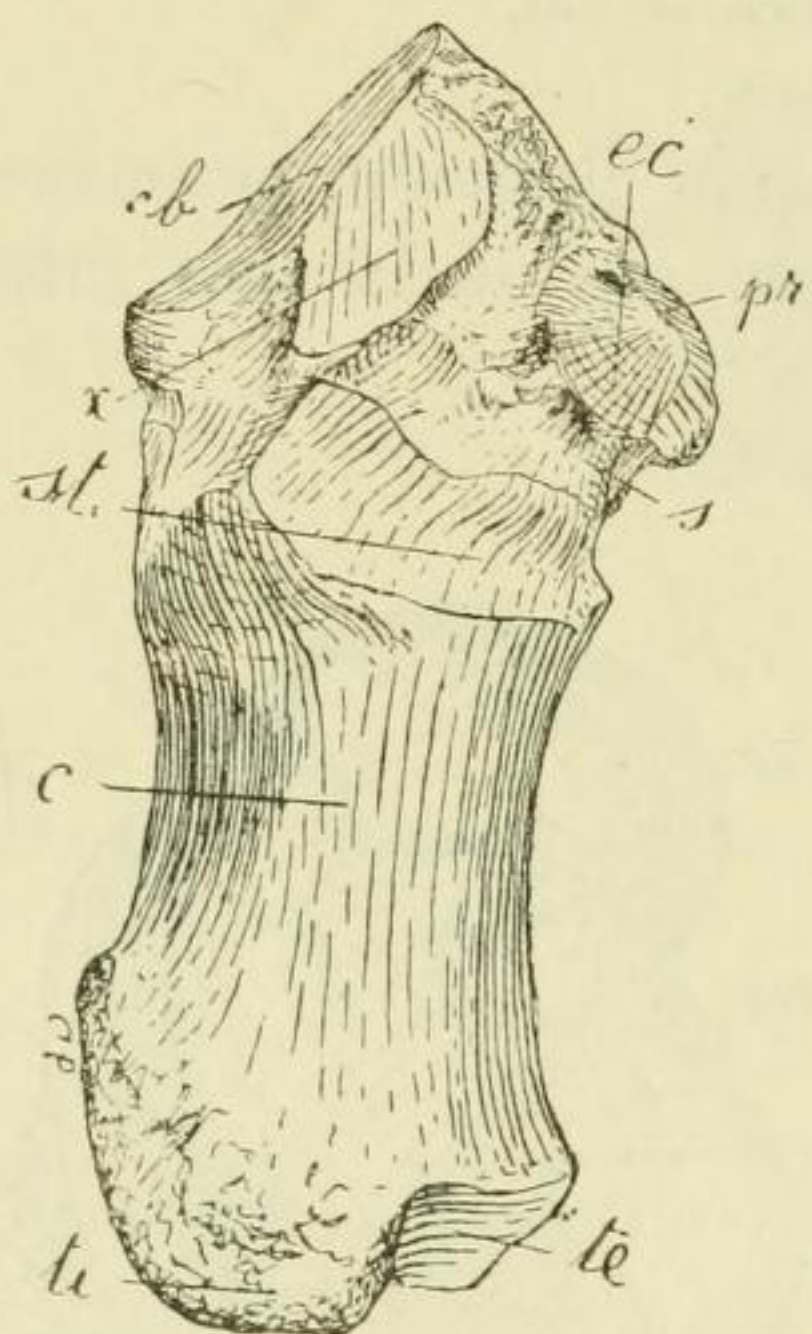


Fig. 41. *Hippopotamus amphibius* L. Calcáneo derecho, visto por el lado interno, reducido á $\frac{1}{3}$ del tamaño natural. Epoca actual. Africa.

Más arriba tuve ocasión de citar el ejemplo del *Pyrotherium* que posee un astrágalo con una sola superficie articular inferior (fig. 42), carácter que al principio tomé por primitivo. Ahora, resulta evidente que se trata de la fusión de las dos facetas inferiores en una sola, conservándose todavía un pequeño vestigio del surco *s* del seno del tarso. Este resultado se desprende de varias consideraciones siendo las más importantes: primero, el hecho general de que la articulación única es siempre el resultado de la fusión de las dos facetas ó del desarrollo excesivo de una en detrimento de la otra que fué desalojada de su posición primitiva; segundo, que el *Pyrotherium* en Patagonia es la forma más gigantesca, más especializada y más reciente de esta línea; tercero, que el mencionado astrágalo es igualmente muy especializado en todos sus demás caracteres, principalmente en la forma plana y ancha de la troclea, en el acortamiento y desaparición completa

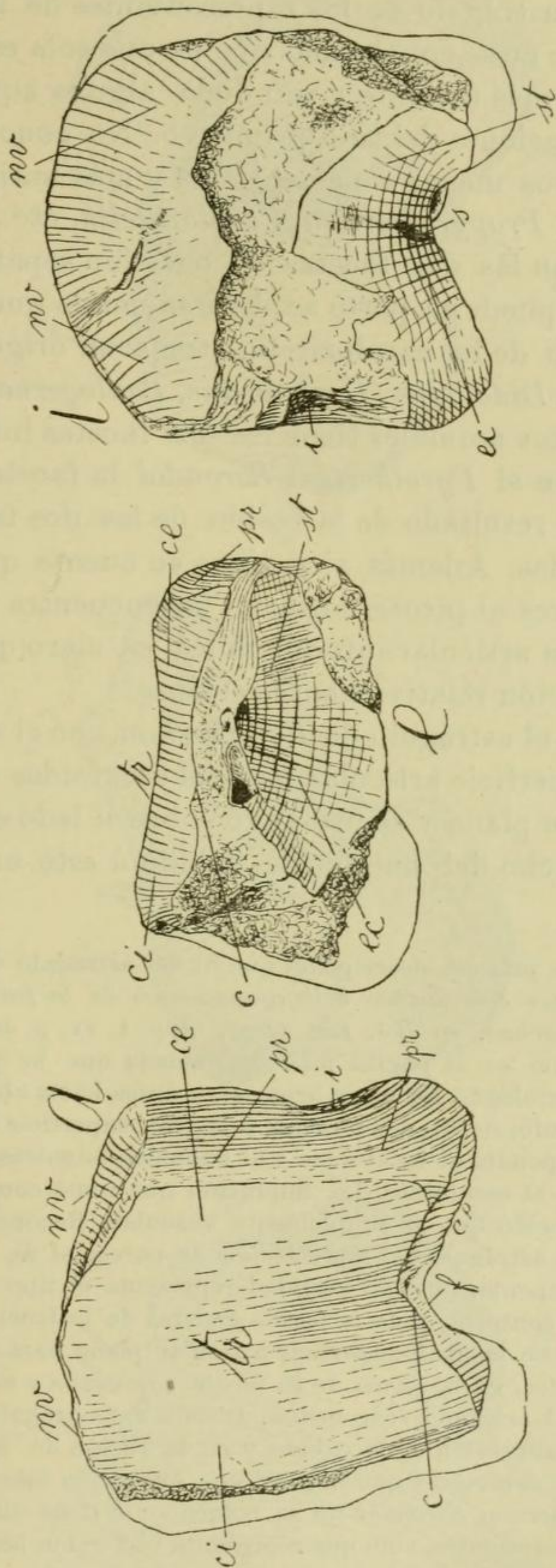


Fig. 42. *Pyrotherium Sorondoi* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *e*, visto de abajo, reducido á $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (*Pyrotheriense*).

de la cabeza y en el aplastamiento y ancho extraordinario de la superficie articular *nv* para el escafoides¹.

El astrágalo de los representantes de la familia de los *Pyrotheriidae* no se conoce más que en una sola especie, pero precisamente es la más reciente y sin duda alguna aquella que sufrió mayores desviaciones del tipo primitivo. No conocemos el astrágalo de los géneros menos especializados y más antiguos como *Parapyrotherium*, *Propyrotherium*, *Carolozittelia*, etc., que es seguro nos mostrarían las dos facetas en cuestión separadas. Sin embargo, esta falta puede en parte suplirse sabiendo que los piroterios, por intermedio de los carolozittelios, tomaron origen en condilartros parecidos á *Didolodus* (*Cephanodus*, *Paulogervaisia*), y como el astrágalo de estos animales tiene las dos facetas inferiores distintas, es claro que en el *Pyrotherium Sorondoi* la faceta inferior única tiene que ser el resultado de la fusión de las dos facetas primitivamente separadas. Además, si se tiene en cuenta que en las formaciones anteriores al piroteriense no se encuentra un solo astrágalo con una faceta articular inferior única, es claro que este carácter es de adquisición relativamente reciente.

En el astrágalo de *Pyrotherium*, con el acortamiento de la cabeza, la superficie articular para el escafoides se volvió extraordinariamente plana y se prolongó sobre el lado externo hasta ocupar todo el ancho del hueso; fué debido á este enanchamiento que la pro-

¹ La primera descripción que di del astrágalo del *Pyrotherium* (AMEGHINO, F., *Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Pyrotherium*, en *Bol. Inst. Geog. Arg.* t. xv, p. 444, a. 1895), por los errores que contiene es la página más desgraciada que he escrito desde que me ocupo de Paleontología. La pieza original (y única hasta ahora), la he tomado por del lado izquierdo, siendo del derecho, y la gran superficie articular anterior he creído que correspondía al escafoides y al cuboides, mientras que toda por completo corresponde al escafoides. La impresión que tomé como divisora de dos facetas he reconocido que es simplemente vascular. Reconocidos estos dos errores resulta que el astrágalo del *Pyrotherium* se parece al de los elefantes mucho más de lo que suponía, pues en realidad representa el tipo proboscideo perfecto. Además de su contorno y de la forma general de la troclea, concuerda con el de los elefantes en la gran superficie articular plana para el escafoides con exclusión del cuboides, en la forma de la faceta peroneana y en la disposición de la fosa ligamental astrágalo-peroneana. Difiere del astrágalo de los proboscideos recientes en la supresión de la cabeza y en la fusión de las dos facetas articulares inferiores, caracteres que indican una evolución más avanzada y demuestran que el *Pyrotherium Sorondoi* no se coloca en la línea directa que conduce á los proboscideos recientes, sino que representa una rama lateral que se extinguió sin dejar descendencia.

Sírvame de disculpa por los errores arriba mencionados, el aspecto extraño de este hueso aumentado por el estado incompleto en que se encuentra.

longación externa de la superficie articular escafoidal se puso en contacto y se fusionó con la parte anterior de la faceta ectal obliterando la entrada anterior del surco del seno del tarso, formando así ambas facetas una superficie articular continua. La obliteración del surco se prolongó luego gradualmente hacia atrás produciendo la consiguiente fusión de las dos facetas, ectal y sustentacular en una sola.

Es una coincidencia muy notable que en otro proboscideo extinguido de época mucho más reciente, el *Mastodon andium*, el astrágalo (fig. 43) había empezado á desviarse del tipo común á los demás elefantes, en una dirección que á no haberse extinguido la especie habría concluido por reproducir la misma forma característica del *Pyrotherium*. Basta con la vista del dibujo de esta pieza para darse inmediatamente cuenta de que la cabeza astragaliana *ca* se ha vuelto considerablemente más corta que en los elefantes conocidos; la troclea *tr* es más plana y la superficie articular escafoidal *nv* más aplas-

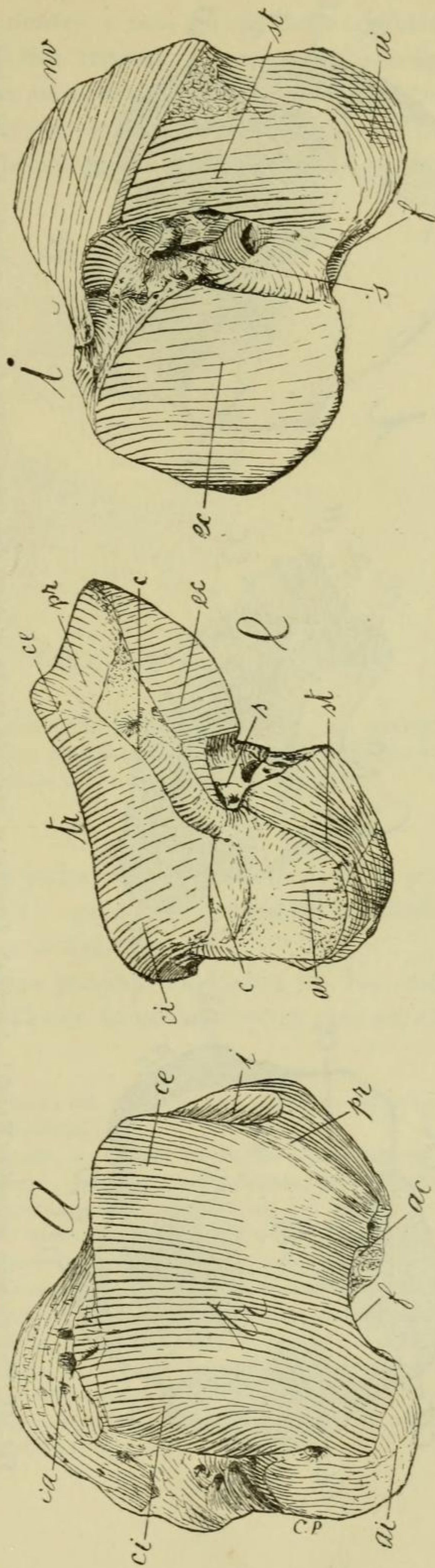


Fig. 43. *Mastodon andium* Cuv. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, reducido á $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Pampeano inferior de Tarija.

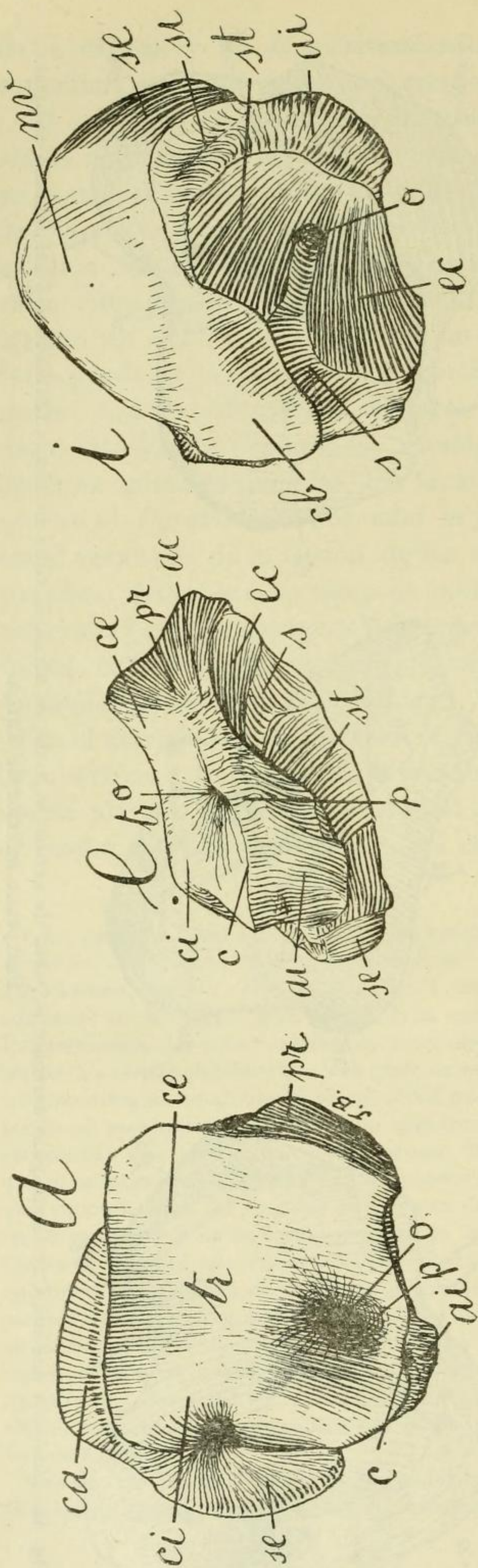


Fig. 44. *Uintatherium mirabile* (Marsh). Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *e*, visto de abajo, reducido á $\frac{2}{3}$ del tamaño natural, según molde enviado al Museo Nacional por el Prof. H. F. Osborn. Eoceno (Bridger) de Wyoming, Estados Unidos.

tada. Mirando el hueso de adelante ó de abajo (fig. 43 *i*) se ve que la parte superior externa de la faceta articular escafoidal *mv* envía una prolongación externa que avanza en dirección de la faceta ectal *ec* obstruyendo en parte la entrada del surco *s* del seno del tarso. Una vez que esta prolongación hubiera alcanzado la faceta ectal, se habría producido una superficie continua que habría concluido por obliterar completamente el mencionado surco; entonces hubiera presentado un aspecto casi igual al del *Pyrotherium*¹.

¹ Según informaciones verbales que acaba de darme mi distinguido amigo el señor Andrés Tournouër, que tan proficuas investigaciones paleontológicas ha hecho en Patagonia, el pie anterior que he figurado como de *Pyrotherium* (AMEGHINO F. *Mammifères crétacés de l'Argentine*, en *Bol. Inst. Geog. Arg.* t. XVIII, a. 1897) no serían de este género, sino de un *Astrapotherium* ó *Parastrapotherium*, y su unión con restos de *Pyrotherium* habría sido accidental. Agrega que ha encontrado huesos del pie anterior de *Pyrotherium* y

En los amblipodos más recientes y más gigantescos también se ha producido la fusión de las dos facetas inferiores del astrágalo en una sola. Encuéntrase en este caso el *Uintatherium mirabile* (fig. 44), pero acá, la fusión, en vez de haber empezado por la parte anterior, se ha producido en la parte posterior. La mitad posterior

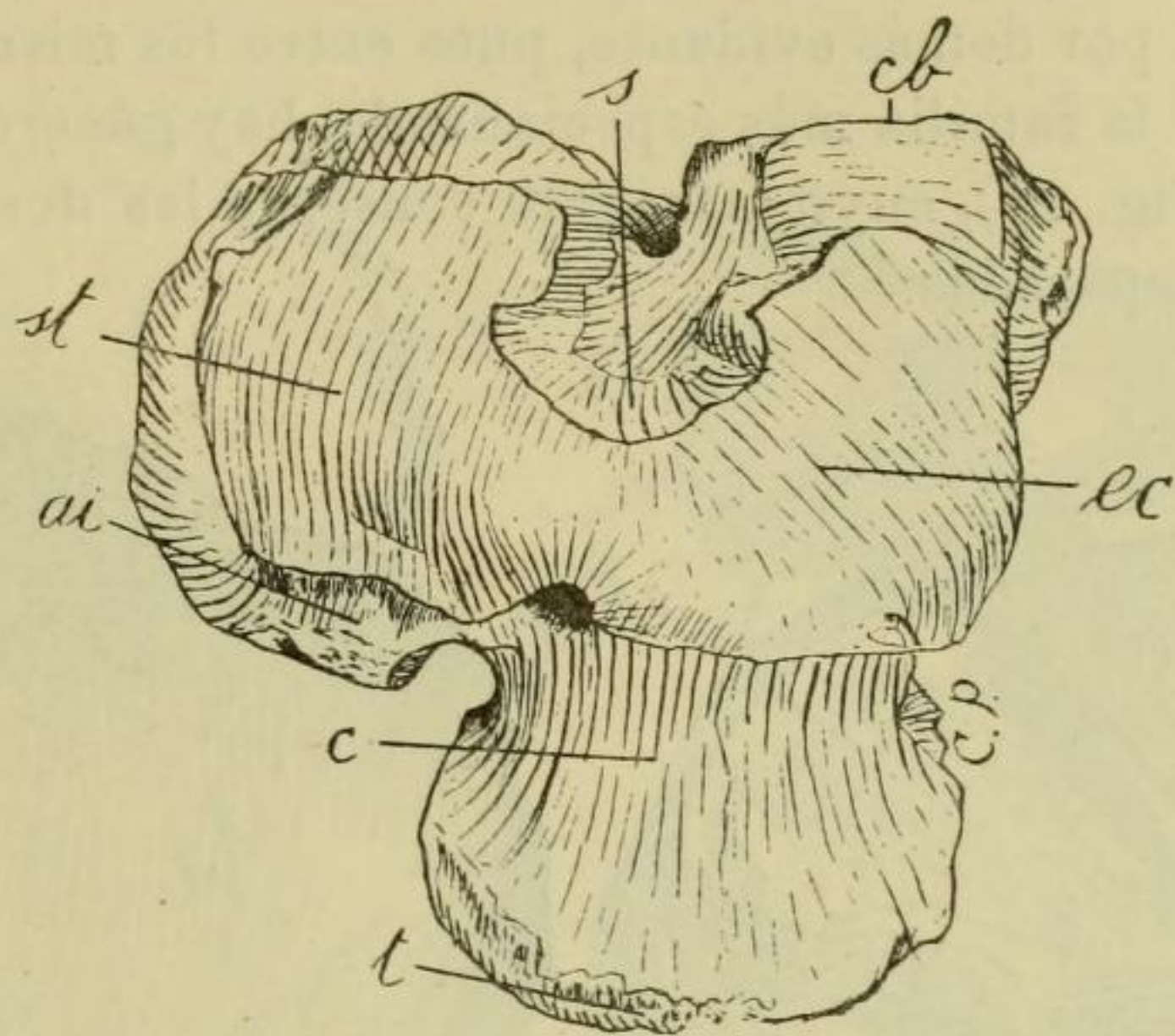


Fig. 45. *Uintatherium mirabile* (Marsh.) Calcáneo derecho visto de arriba, reducido á $\frac{1}{2}$ del tamaño natural, según molde enviado al Museo Nacional por el Prof. H. F. Osborn. Eoceno (Bridger) de Wyoming. Estados Unidos.

de cada una de las dos facetas se han fusionado detrás de la perforación astragaliana *o* (fig. 44 *i*), quedando separadas adelante en donde persiste el surco *s* del seno del tarso.

La fusión de estas dos facetas produjo la fusión de las correspondientes del calcáneo (fig. 45) en la misma forma, esto es, en su

que presentan, con los correspondientes del elefante, un parecido todavía más notable que los del pie arriba mencionado.

Si esta opinión llegara á confirmarse, resultaría un hecho excesivamente curioso: los astrapoterios del piroteriense, que por la conformación del cráneo y de la dentadura son *sumamente* parecidos á los astrapoterios del santacrucense; por la conformación del pie anterior serían *sumamente* diferentes. Es sabido que *Astrapotherium* tiene los huesos largos de los miembros, muy delgados en proporción del tamaño del animal. De acuerdo con esta conformación de los miembros, los metacarpianos de *Astrapotherium magnum* tienen el mismo largo que los del pie que he atribuido al *Pyrotherium*, pero tienen apenas un tercio del grosor de éstos; además son más redondeados y con las facetas articulares, especialmente las proximales, de una forma y disposición muy distinta. En vista de estas diferencias, mientras nuevos hallazgos no nos permitan descifrar este misterio, prefiero atenerme á mi primera determinación.

mitad posterior, permaneciendo separadas en la mitad anterior; esta separación de la mitad anterior es el resultado de la persistencia del surco *s* del seno del tarso cuya parte posterior penetra en la superficie articular única formando una profunda y ancha escotadura.

Que en los amblipodos esta conformación no es primitiva sino adquirida, es por demás evidente, pues entre los mismos *Uintatheriidae* que es la familia más especializada, hay géneros como *Tinoceras* p. ej. (fig. 46), cuyo astrágalo conserva las dos facetas completamente separadas.

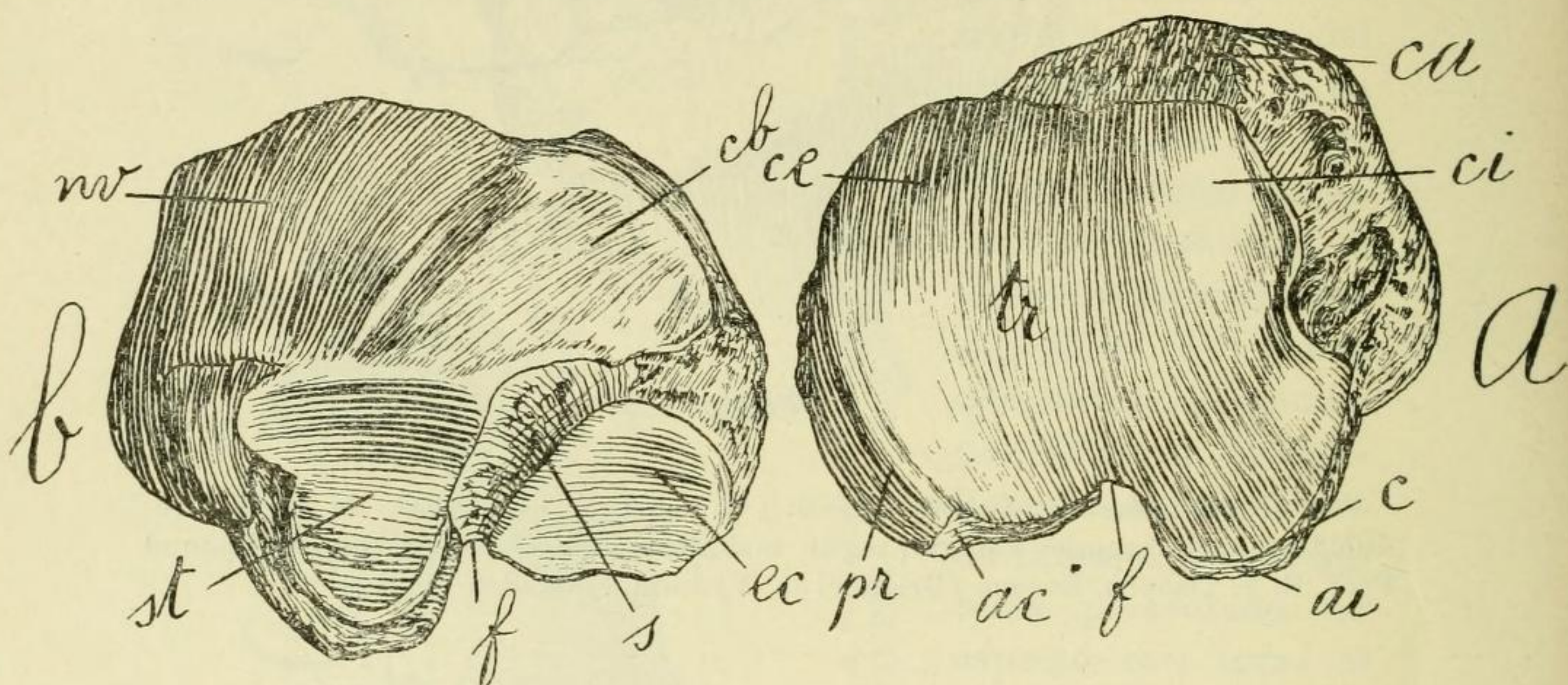


Fig. 46. *Tinoceras ingens* Marsh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *b*, visto de abajo, reducido á $\frac{2}{5}$ del tamaño natural, según Marsh. Eoceno (Bridger) de Wyoming. Estados Unidos.

En los corifodontes que son los antecesores de los uintaterios, sólo por excepción se ponen en contacto las dos facetas articulares inferiores del astrágalo, y en este caso sólo de una manera muy incompleta, como sucede en el *Coryphodon lobatus*, pero la regla general es que las dos facetas se encuentren separadas tal como las muestra el astrágalo de *Coryphodon radians* (fig. 47).

En los amblipodos cretáceos de la Argentina, que son los antecesores de los corifodontes, las dos facetas articulares inferiores se encuentran siempre completamente independientes en la forma que muestra el astrágalo amblipodo típico de *Liathrus Copei* (fig. 48).

No tomando en cuenta los artiodáctilos, de los que ya me he

ocupado más arriba, el único ungulado de nuestra época que tenga un astrágalo con una sola superficie articular inferior, es *Procavia* ó *Hyrax* (fig. 49). Es indudable que el astrágalo de este animal es sumamente especializado; en lo único que conserva un aspecto primitivo es en la cabeza articular, soportada por un cuello bastante largo. La tróclea *tr* es corta, ancha, plana transversalmente y muy

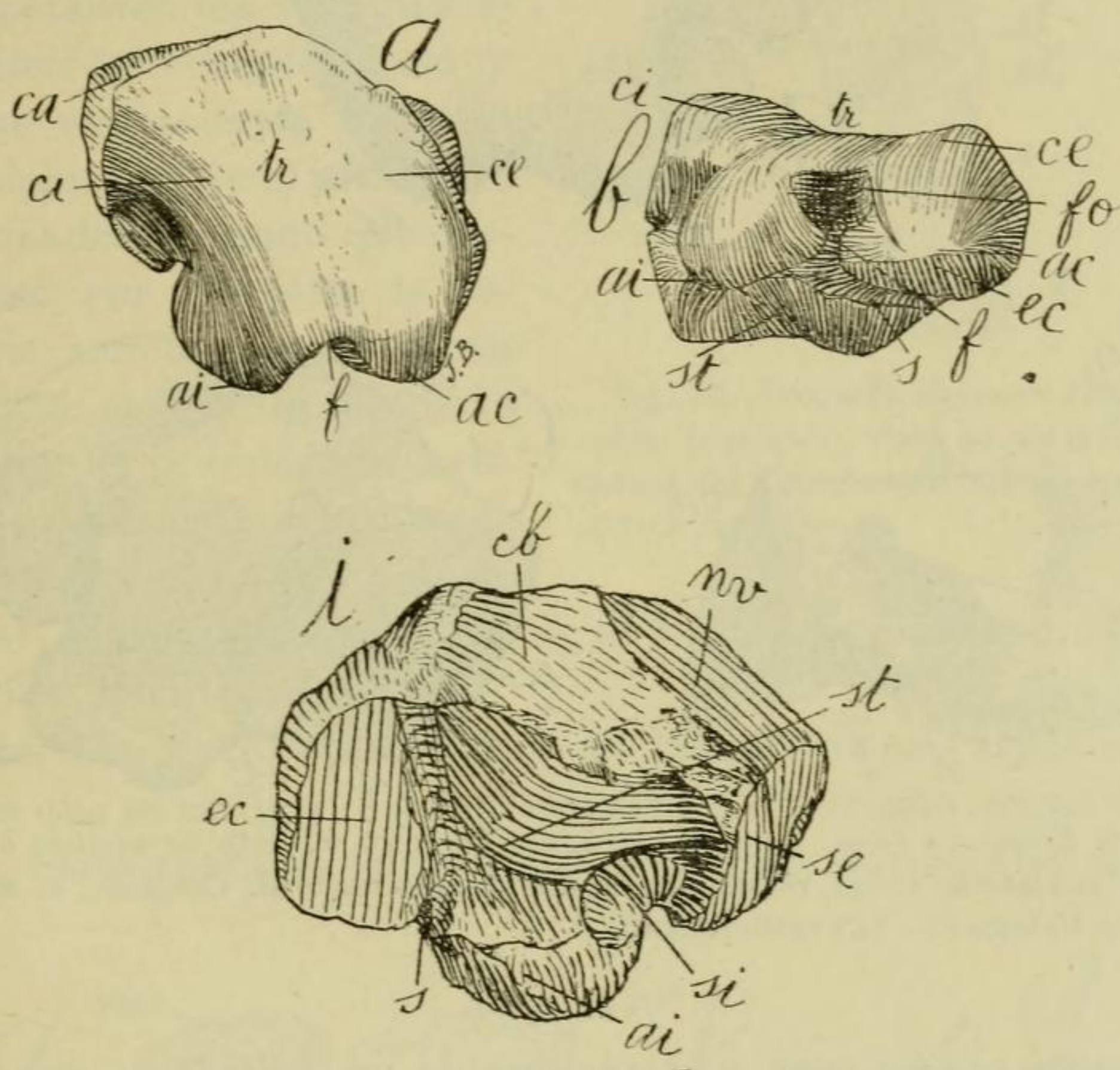


Fig. 47. *Coryphodon radians* Cope. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *b*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, reducido á $\frac{1}{2}$ del tamaño natural, según molde enviado al Museo Nacional por el Prof. H. F. Osborn. Eoceno inferior de Wyoming (Wasatch). Estados Unidos.

convexa de adelante hacia atrás, caracteres que indican un alto grado de especialización. La cabeza tiene una expansión interna *ti* que forma casi ángulo recto con el cuerpo, lo que no se ve en ningún otro ungulado ni actual ni extinguido, siendo así igualmente evidente que se trata de un carácter adquirido en época reciente. El astrágalo de *Procavia* en su parte anterior nos presenta también el único ejemplo de una cabeza tan larga como en los condilartros pero con una superficie escafoidal *nv* absolutamente plana; también este es un carácter de alta especialización, pues todos

los ungulados primitivos, sin excepción alguna, tienen un astrágalo de cabeza articular más ó menos convexa.

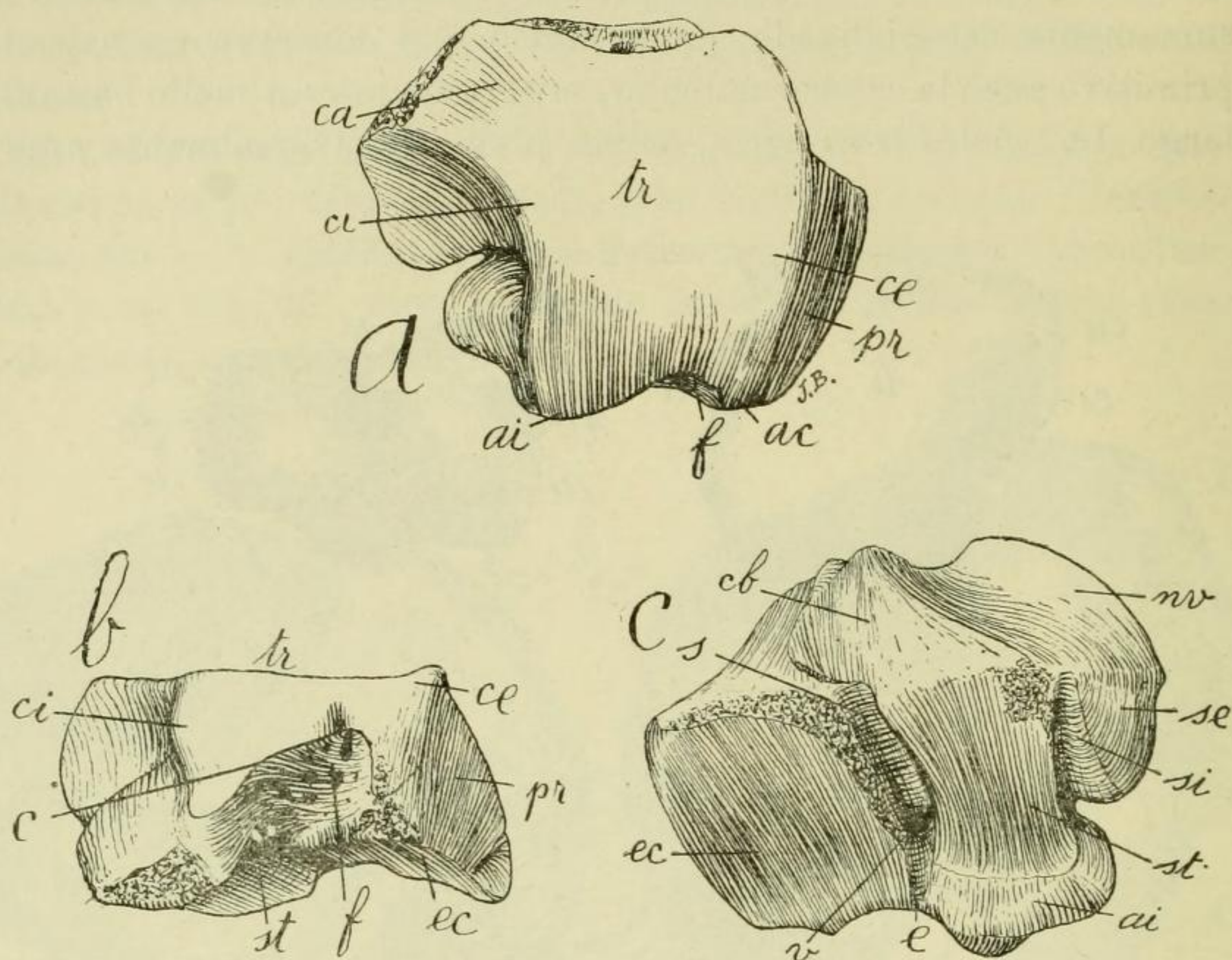


Fig. 48. *Liarthrus Copei* Amgh. Astrágalo derecho, *a*, visto de arriba; *b*, visto de atrás; *c*, visto de abajo, reducido á $\frac{1}{2}$ del tamaño natural. Cretáceo el más superior de Patagonia. (Pyrotheriense).

En estas condiciones, y tratándose de un animal de época reciente, es pues muy natural suponer que la faceta articular infe-

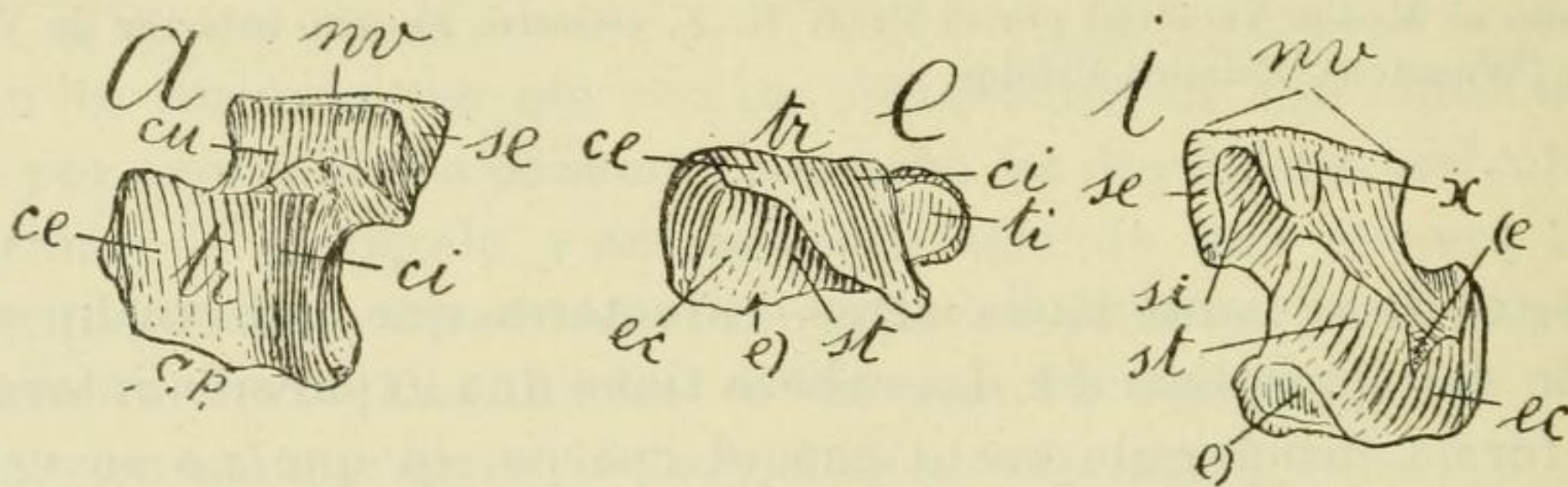


Fig. 49. *Procavia capensis* (Pall.) Astrágalo izquierdo, *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{2}{1}$ del tamaño natural. *ti*, faceta articular para el maleolo interno de la tibia; las demás letras como en las figuras precedentes. Época actual. Africa meridional.

rior única es igualmente el resultado de una especialización reciente. Esto es tanto más evidente, cuanto que la desaparición del

surco del seno del tarso sólo es perfecta en el centro; adelante en (*e* se observa una escotadura que penetra en la superficie articular y representa el último vestigio de la entrada anterior del mencionado surco, mientras que la pequeña depresión *e*) es el vestigio de la entrada posterior.

En el calcáneo (fig. 50) también persisten los vestigios *e* del surco del seno del tarso, y aunque son todavía más superficiales que en el astrágalo, se extienden de modo que cruzan casi por completo la superficie articular; sólo queda un corto trecho de la parte posterior de la superficie articular en el cual la fusión de ambas facetas, ectal y sustentacular, es tan perfecta que no se observa ningún vestigio de la separación primitiva.

Si bien en Europa y en Africa se han encontrado algunos restos fósiles que se atribuyen á representantes del mismo grupo de *Procavia*, hasta ahora no se conoce el astrágalo de ninguno de ellos.

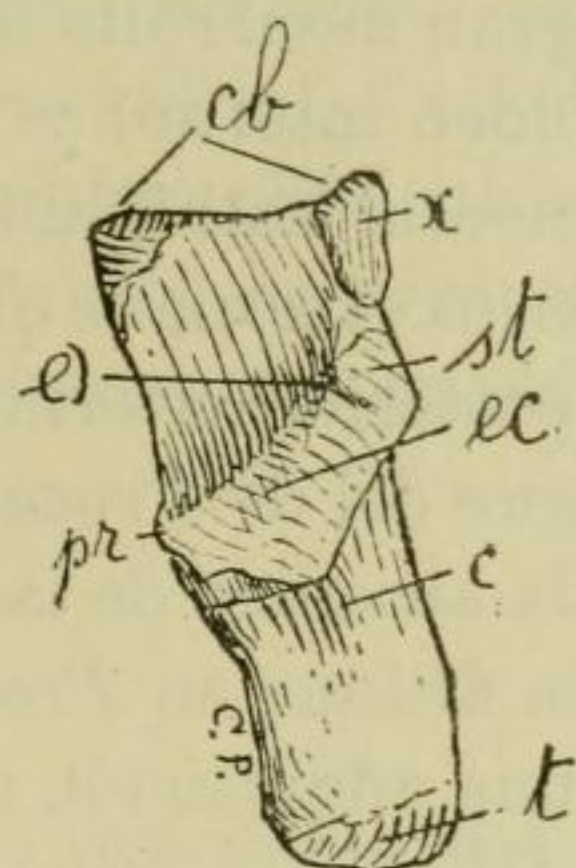


Fig. 50. *Procavia capensis* (Pall.). Calcáneo izquierdo, visto de arriba, aumentado $\frac{2}{1}$ del tamaño natural. Época actual. Africa meridional.

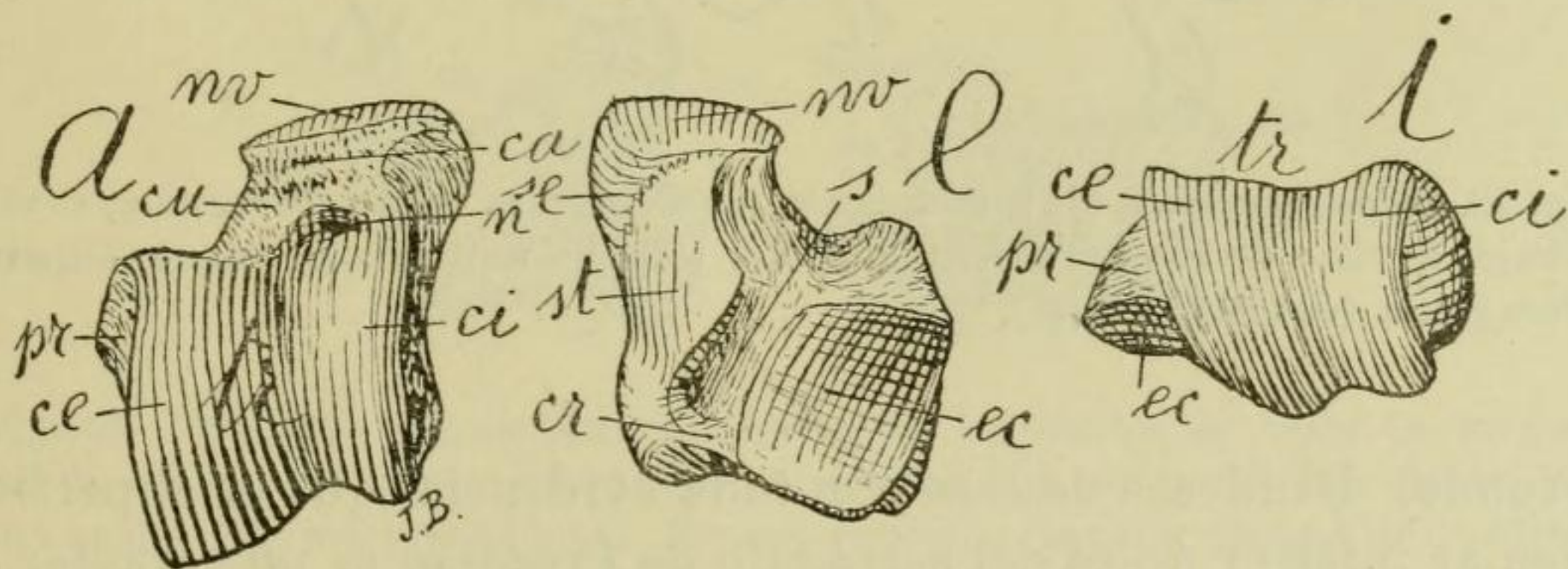


Fig. 51. *Oldfieldthomasia septa* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *e*, visto de abajo; *i*, visto de atrás, aumentado $\frac{2}{1}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

En cambio, se han exhumado del cretáceo de Patagonia numerosos restos de hyracoideos, algunos muy cercanos del género actual; entre esos restos se encuentran también astrágalos que concuerdan con el del hyrax menos en el modo de articulación de la cara inferior. La figura 51 representa uno de estos astrágalos. Coincide

con el de *Procavia* en la cabeza *ca* larga y con la superficie de articulación *nv* para el escafoides truncada transversalmente y casi plana de modo que este carácter tan particular ya había empezado á diseñarse desde esa lejana época. Coincide también con el de *Procavia* en el gran desarrollo de la faceta suplementaria *se* para el tibial (ó sesamoideo interno) y en la desaparición casi completa de la fosa ligamental astrágalo-peroneana á causa de la superficie articular inferior externa *ec* que asciende hacia arriba hasta formar con el borde posterior externo de la tróclea una arista ó ángulo agudo. Se distingue del de *Procavia* por la tróclea *tr* un poco más excavada y por la ausencia de la prolongación lateral interna de la cabeza del de este último; en *Procavia* esta prolongación interna es seguramente una adquisición reciente en correlación con el desarrollo del maleolo interno de la tibia. En la cara inferior la diferencia es mucho más notable porque el astrágalo de *Oldfieldthomasia* conserva el carácter primitivo y normal de las dos facetas bien distintas y separadas por el surco *s* del seno del tarso que es ancho y

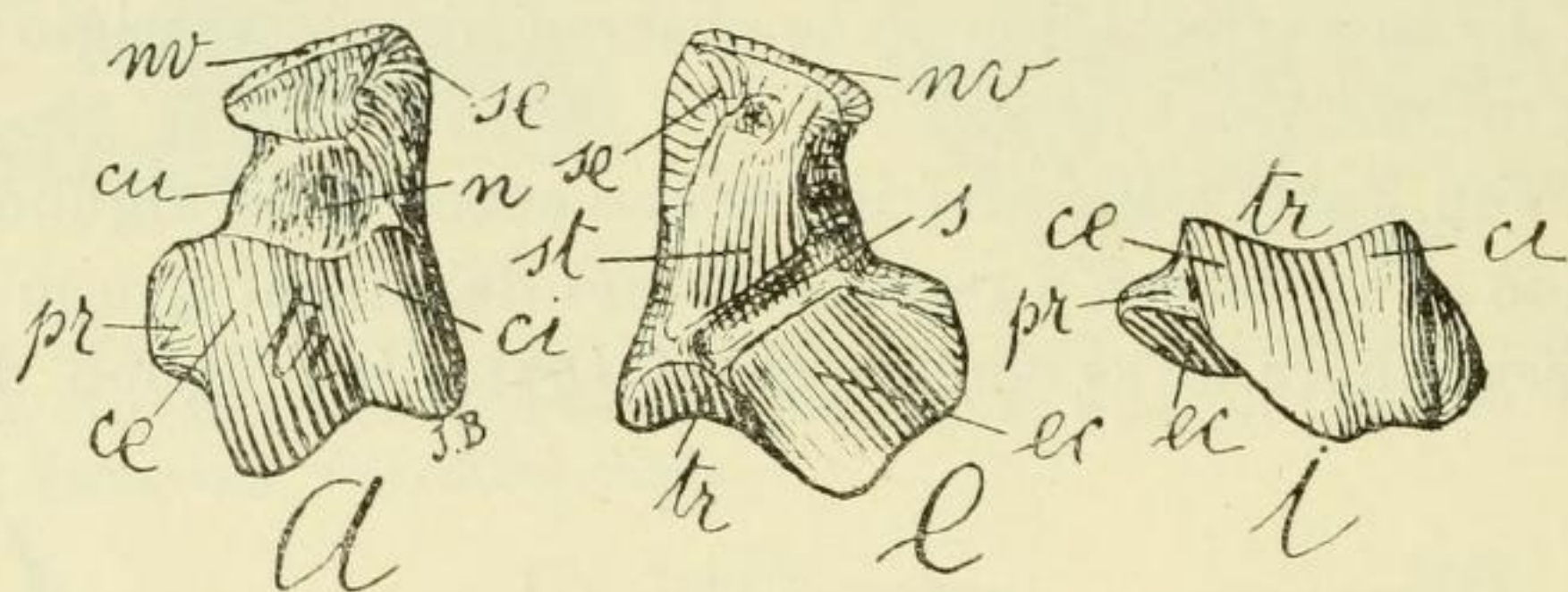


Fig. 52. *Oldfieldthomasia* sp.?. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *e*, visto de abajo; *i*, visto de atrás, aumentado $\frac{3}{1}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

profundo. Dedúcese de esto con toda evidencia, que la superficie articular inferior única del astrágalo de *Procavia* es un carácter de especialización adquirido por la fusión de las dos facetas, ciertamente en época relativamente muy reciente.

El astrágalo del hyracoideo cretáceo arriba figurado es un animal de mayor tamaño que los hyracoideos existentes y que por consiguiente no debía encontrarse en la línea antecesora de éstos. Pero hay astrágalos del mismo tipo de animales mucho más pequeños que sin duda son de los antecesores directos de los hyracoideos existentes á los que se acercan todavía más que el ejemplar precedente; desgraciadamente no sabemos de qué especie proceden. En

este caso se encuentra el pequeño astrágalo representado en la figura 52. La cabeza es larga, truncada transversalmente y de superficie articular escafoidal *nv* casi tan plana como en Hyrax. Sobre el lado interno de la cabeza hay ya un principio de la depresión que separa la expansión que lleva la faceta articular para el malleolo interno de la faceta articular *se* para el tibial. En todos los demás detalles coincide con el de los hyracoideos existentes menos en el modo de articulación de la cara inferior que se efectúa por las dos facetas, ectal y sustentacular, perfectamente separadas.

Edentados.

La fusión de las dos facetas articulares inferiores del astrágalo en una sola he podido constatarla también sobre varios edentados de distintos grupos.

Para demostrar que se trata de un carácter adquirido y no primitivo como se creía, me bastaría con mencionar el hecho bien significativo, de que la faceta articular única se encuentra solamente en géneros existentes ó provenientes de los tiempos geológicos más recientes, mientras que en las formaciones de la primera mitad de los tiempos terciarios y del cretáceo superior, los astrágalos de edentados poseen siempre dos facetas articulares inferio-

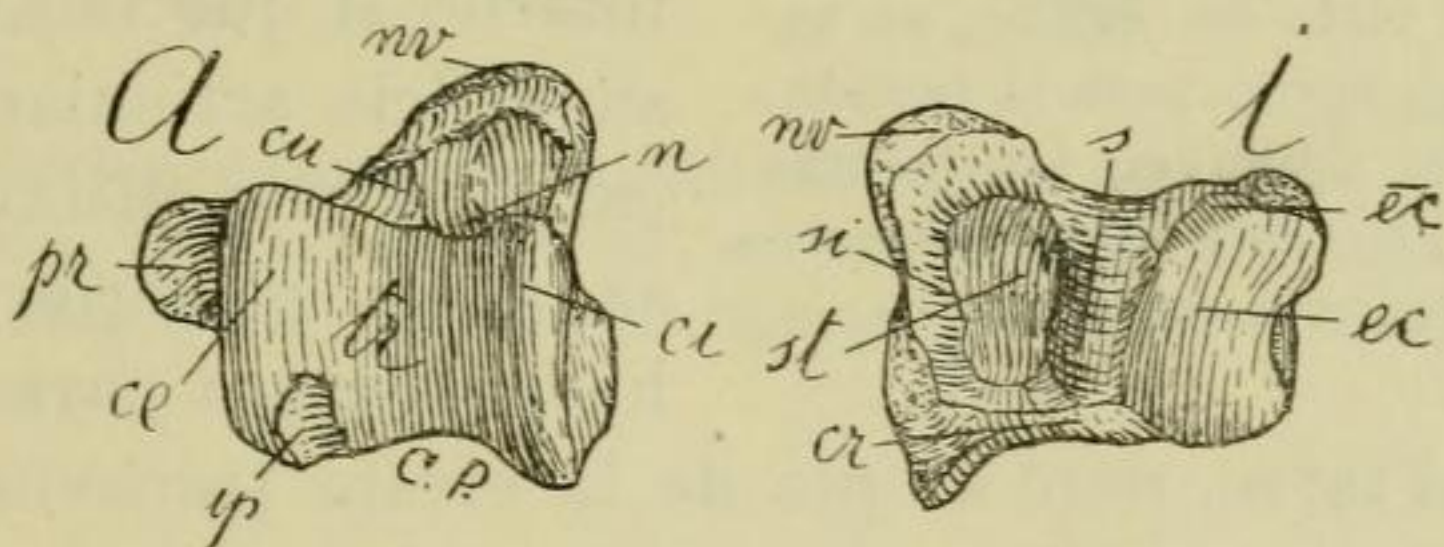


Fig. 53. *Proeutatus lagena* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, en tamaño natural. *ip*, impresión ligamentaria. Las demás letras como en las figuras precedentes. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

res distintas. Sin embargo, es conveniente que entre en algunos detalles, para que pueda apreciarse mejor la importancia y el significado de la faceta articular única en los géneros que la presentan.

Entre los edentados, son los armadillos los que presentan con mayor frecuencia la fusión de las dos facetas.

Como ejemplo de la conformación normal y primitiva del astrágalo de los armadillos presentaré el del género *Proeutatus* (fig. 53).

El cuerpo del hueso es corto, muy ancho, de troclea *tr* regularmente excavada, muy convexa de adelante hacia atrás y con una pequeña impresión ligamentaria *ip* sobre su ángulo posterior externo. La cabeza es corta, convexa en su parte anterior, con un cuello *cu* corto, muy ancho y fuertemente deprimido. En la parte inferior del ángulo anterior externo hay una expansión lateral *pr* destinada á soportar la parte anterior de la extremidad distal del peroné. En la cara inferior el borde posterior forma una cresta transversal descendente *cr*, muy fuerte, adelante de la cual se ven las dos facetas articulares *ec*, *st*, perfectamente delimitadas y separadas por un surco interóseo *s* bastante ancho y profundo. La faceta ectal *ec* es

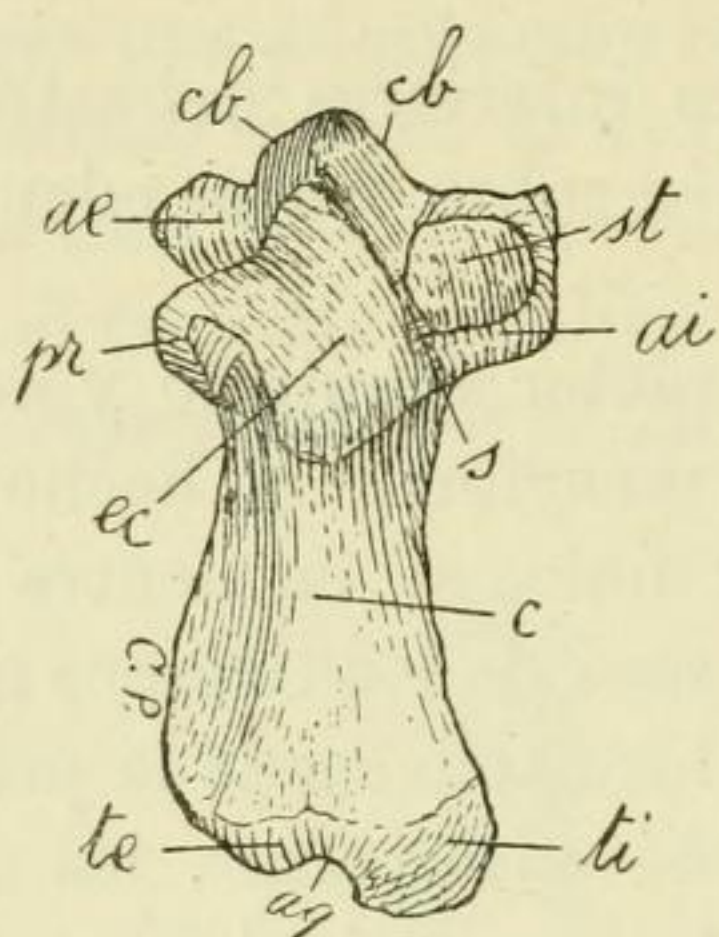


Fig. 54. *Proeutatus lagena* Amgh. Calcáneo izquierdo, visto de arriba, en tamaño natural. *aq*, surco para el tendón. Las demás letras como en las figuras precedentes. Eoceno superior (santacruceño) de la Patagonia austral.

cóncava y su borde posterior termina en la arista de la cresta transversal descendente *cr*, mientras que la parte anterior da vuelta hacia arriba formando una pequeña superficie articular suplementaria *ec*. La faceta sustentacular es ovalada y completamente aislada al lado externo por el surco *s* del seno del tarso, y al lado interno por el surco ligamentario interno *si* que la separa de la superficie articular *nv* del escafoides; este último surco, en su parte posterior da vuelta hacia adentro para unirse con

el del seno del tarso, pero al pie de la cresta transversal descendente es apenas aparente.

En el calcáneo (fig. 54), de acuerdo con la conformación del astrágalo, las dos superficies articulares se encuentran igualmente divididas por un surco *s*, pero más angosto y menos profundo, como es casi siempre el caso en la generalidad de los mamíferos. La superficie sustentacular *st* es de contorno circular, un poco cóncava y pequeña; la ectal *ec* es mucho más grande, convexa de adelante hacia atrás, colocada oblicuamente y de ancho casi igual en toda su longitud. En el lado anterior externo la superficie ectal se prolonga hacia afuera formando una expansión convexa *pr* sobre la cual se apoyaba el peroné.

Este género es propio de la formación santacruceña, y es nece-

sario tener presente que ni en la misma formación ni en las formaciones anteriores, no hay ningún armadillo que no presente las dos facetas en cuestión divididas por el surco del seno del tarso.

Los armadillos con las dos facetas fusionadas aparecen recién en el terciario superior.

El descendiente del género santacruzeño *Proëutatus* es el género *Eutatus* cuyos restos se encuentran en las formaciones araucana y pampeana.

La especie de *Eutatus* más antigua de la que se conozca el astrágalo, es el *Eutatus praepampaeus* de Monte Hermoso, de tamaño bastante mayor que las más grandes especies conocidas de *Proëutatus*. Visto de arriba, el astrágalo de *Eutatus* (fig. 55 a) se distingue del de *Proëutatus* tan sólo por detalles insignificantes, pero visto de abajo (fig. 55 i) las diferencias no pueden ser más considerables. En vez de las dos facetas articulares del de *Proëutatus*

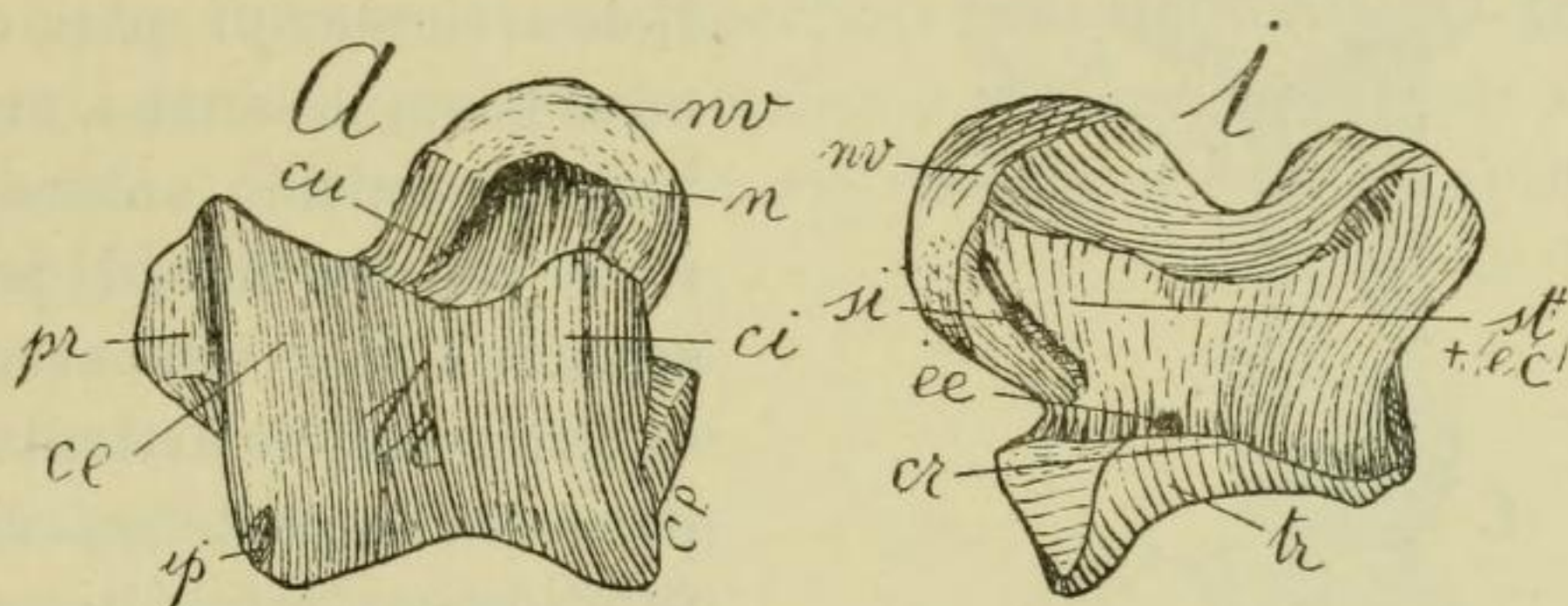


Fig 55. *Eutatus praepampaeus* Amgh. Astrágalo izquierdo; a, visto de arriba; i, visto de abajo, en tamaño natural. ee, perforación vascular, nutritiva del astrágalo. Las demás letras como en las figuras precedentes Mioceno superior de Monte Hermoso.

no se ve más que una sola superficie perfectamente plana, que se extiende transversalmente desde el borde externo hasta cerca del borde interno y da vuelta en el borde posterior descendiendo hacia abajo sobre toda la cara anterior de la cresta transversal descendente cr. Del surco del seno del tarso no queda absolutamente ningún vestigio, pero sobre el lado interno, entre la parte de la superficie única que corresponde á la faceta sustentacular st y la superficie articular nv de la cabeza para el escafoides, quedan los vestigios del surco ligamental suplementario interno si, bajo la forma de una gotera angosta y bastante profunda que corre oblicuamente de adelante y del lado interno hacia atrás y al lado externo. En la parte posterior de la faceta articular única, al pie de la cresta

transversal descendente y en el punto en que primitivamente debía existir la entrada posterior del surco del seno del tarso, se conserva la perforación vascular nutritiva del astrágalo *ee*, de tamaño bastante considerable. La fusión de las dos facetas, da á esta parte del hueso, visto de abajo, un aspecto sumamente parecido á la parte correspondiente del astrágalo de *Dasyurus* (fig. 3 i).

Las mismas modificaciones correspondientes se han producido en el calcáneo (fig. 56); el surco *s* del seno del tarso que se ve entre las dos facetas del calcáneo de *Proeutatus* (fig. 53) ha desaparecido, formándose una sola superficie articular extendida transversalmente y un poco cóncava; el borde posterior de esta superficie articular

da vuelta hacia abajo constituyendo una parte articular descendente correspondiente á la cresta transversal descendente del astrágalo. La superficie articular *pr* para el peroné es bastante ancha, muy convexa en sentido antero-posterior, con su mitad posterior separada por una escotadura de la superficie articular única pero con la parte anterior confundida con esta última.

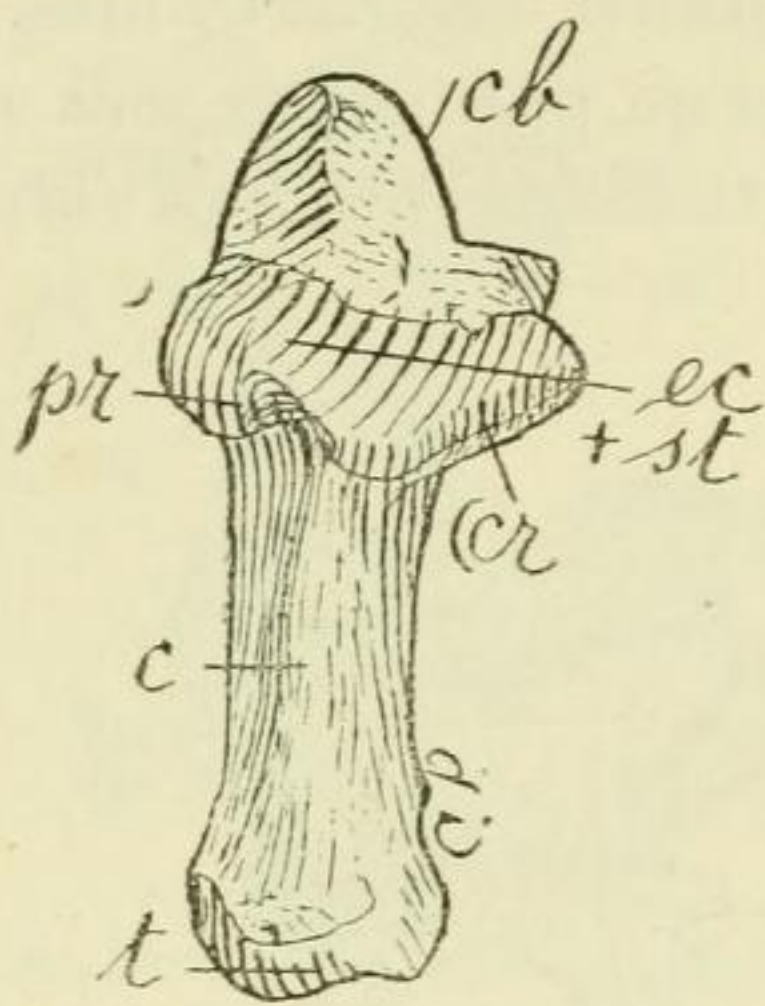


Fig. 56. *Eutatus Seguinii* Gerv. Calcáneo izquierdo, visto de arriba, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. (*cr*, parte descendente posterior de la superficie articular única. Las demás letras como en las figuras precedentes. Pampeano de Buenos Aires.

Entre los armadillos existentes la fusión de las dos facetas articulares existe en el astrágalo de la mulita, tipo del género *Tatu* (fig. 57). El astrágalo de este género se distingue de los de *Eutatus* y *Proeutatus* por la troclea *tr* más excavada y con los dos cóndilos más desiguales, siendo el interno *ci* mucho más pequeño y más bajo que el externo; la cabeza es más deprimida y con la fosa *n* de la base del cuello poco acentuada. Como la superficie de contacto del peroné con el calcáneo es notablemente mayor que en los dos géneros precedentes, el astrágalo no posee la expansión lateral inferior del ángulo anterior externo destinada al apoyo del peroné. Visto de abajo, la superficie articular única *ec + st* no es plana ó ligeramente convexa como en *Eutatus*, sino cóncava y de extensión mucho más reducida, correspondiendo la reducción á la parte que representa la faceta susten-

tingue de los de *Eutatus* y *Proeutatus* por la troclea *tr* más excavada y con los dos cóndilos más desiguales, siendo el interno *ci* mucho más pequeño y más bajo que el externo; la cabeza es más deprimida y con la fosa *n* de la base del cuello poco acentuada. Como la superficie de contacto del peroné con el calcáneo es notablemente mayor que en los dos géneros precedentes, el astrágalo no posee la expansión lateral inferior del ángulo anterior externo destinada al apoyo del peroné. Visto de abajo, la superficie articular única *ec + st* no es plana ó ligeramente convexa como en *Eutatus*, sino cóncava y de extensión mucho más reducida, correspondiendo la reducción á la parte que representa la faceta susten-

tacular. La cresta transversal descendente posterior *cr* es mucho más baja y forma una curva muy pronunciada con la convexidad hacia adelante.

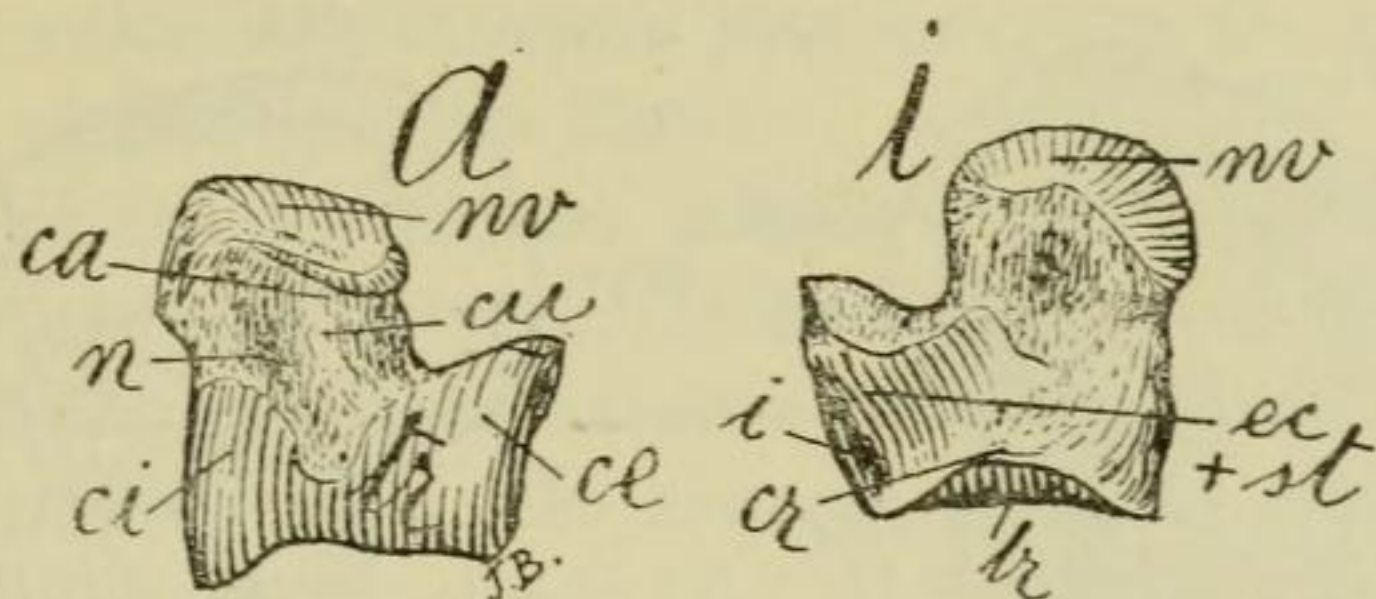


Fig. 57. *Tatu hybridus* (Burm.). Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{3}{2}$ del tamaño natural. Época actual. República Argentina.

En el calcáneo (fig. 58), las dos facetas se encuentran igualmente fusionadas formando una superficie articular única *st + ec* que no tiene hacia atrás la parte descendente suplementaria que se ve en el de *Eutatus*, ó sólo existen de ella vestigios apenas apreciables. Sobre el lado interno se enan-gosta y muestra hacia atrás una pequeña escotadura (*e* que indica la posición que ocupaba la entrada posterior del surco del seno del tarso, y delimita la parte de la superficie articular correspondiente á la faceta sustentacular, que es muy reducida. La faceta articular *pr* para el peroné es bastante grande, muy convexa en sentido antero-posterior y se enancha considerablemente hacia atrás; esta faceta se presenta bien delimitada por una escotadura del borde posterior y por una cresta muy delgada que la separa de la parte de la superficie articular única que corresponde á la faceta ectal.

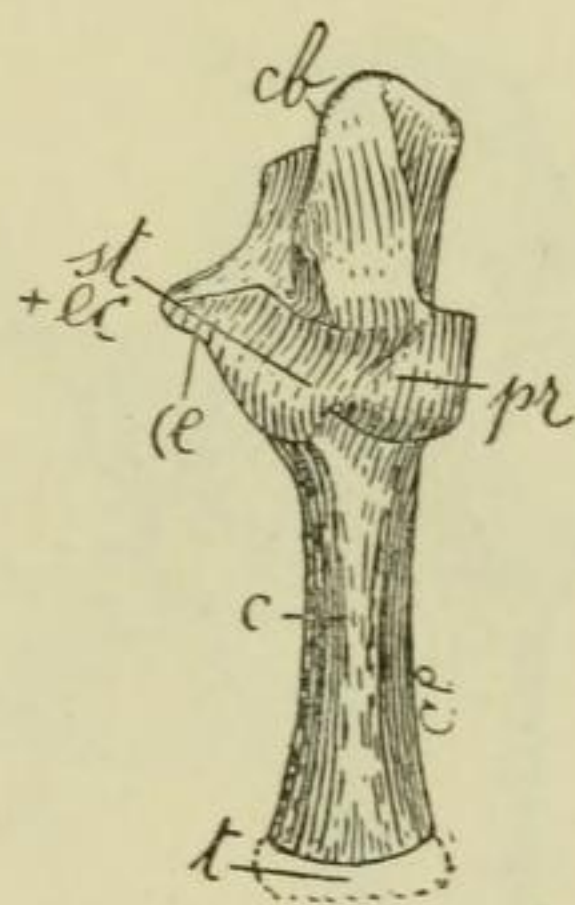


Fig. 58. *Tatu hybridus* (Burm.). Calcáneo derecho, visto de arriba, aumentado $\frac{3}{2}$ del tamaño natural. Época actual. República Argentina.

El único representante fósil de este grupo del que se conoce el astrágalo y el calcáneo es *Propaopus grandis*, bastante parecido á *Tatu*, pero de tamaño considerablemente mayor. El astrágalo (fig. 59) en su conformación general es parecido al de *Tatu* pero

muestra las dos facetas articulares inferiores *ec*, *st* separadas por el surco *s* del seno del tarso que es angosto y poco profundo. La faceta ectal *ec* no es tan cóncava como la parte correspondiente de

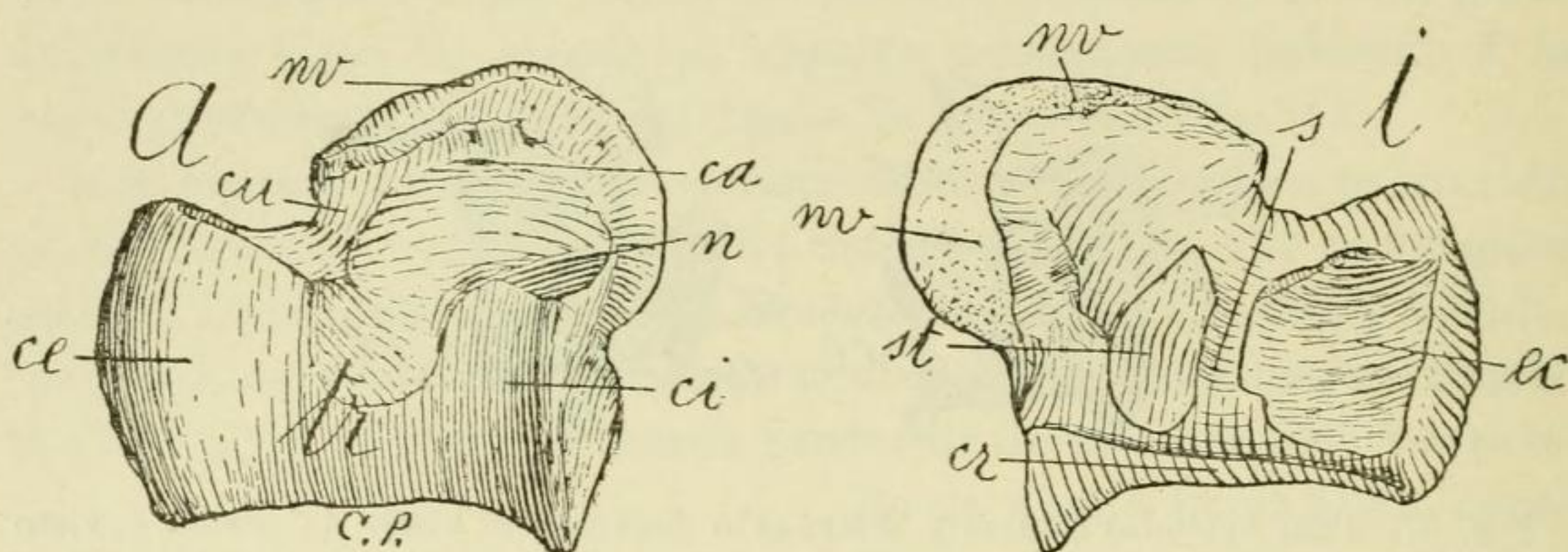


Fig. 59. *Propraopus grandis* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, en tamaño natural. Pampeano inferior (ensenadense) de Tarija.

la faceta única de *Tatu* y la cresta descendente transversal posterior *cr* es más derecha. La faceta sustentacular *st* es pequeña, ovalada y completamente aislada como en *Proeutatus lagena*, pero la parte más ancha de la faceta es la posterior y no la anterior.

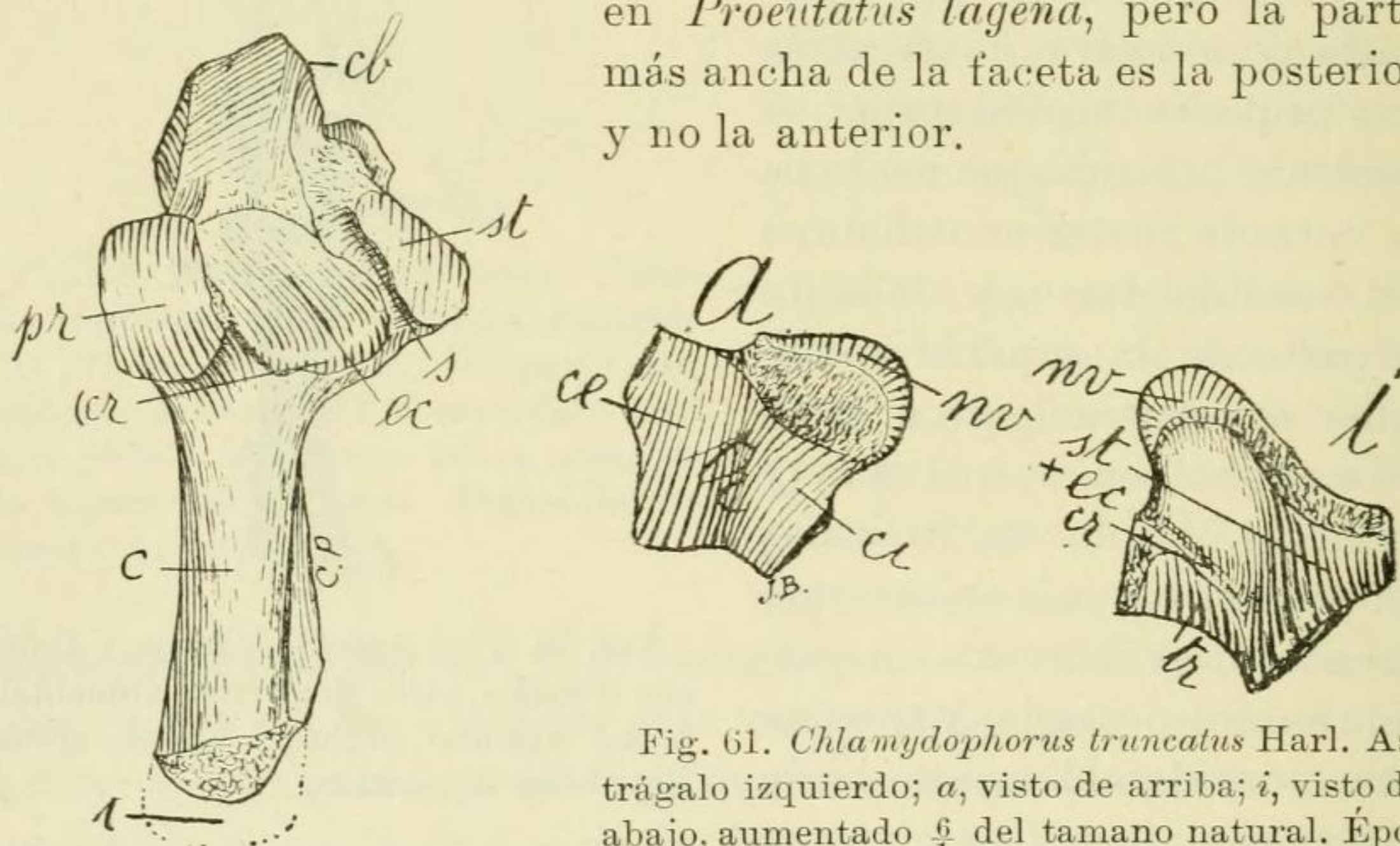


Fig. 60 *Propraopus grandis* Amgh. Calcáneo izquierdo, visto de arriba, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Pampeano inferior (ensenadense) de Tarija.

Fig. 61. *Chlamydophorus truncatus* Harl. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{6}{1}$ del tamaño natural. Época actual. República Argentina.

En el calcáneo (fig. 60) la separación de las dos facetas es algo más acentuada, pues el surco *s* del seno del tarso, aunque angosto, es más profundo. La faceta sustentacular *st* es muy pequeña en pro-

porción del tamaño de la faceta ectal *ec*; esta última es un poco cóncava y atrás da vuelta hacia abajo formando una parte suplementaria (*cr* como en *Eutatus*. El gran desarrollo de la superficie articular *pr* para el peroné es verdaderamente notable, siendo esta faceta todavía considerablemente más convexa de adelante hacia atrás que en el astrágalo de *Tatu*.

La fusión de las dos facetas inferiores del astrágalo se encuentra en otro armadillo existente, el *Chlamydophorus*, género que en la conformación de la coraza conserva caracteres primitivos, pero en la conformación del esqueleto aparece como el más especializado de los armadillos. El astrágalo (fig. 61) es sumamente notable por presentar una aproximación sorprendente hacia el tipo de los edentados gravigrados. El cuerpo del hueso es corto, de troclea *tr* regularmente excavada, pero de cóndilos muy desiguales. El cóndilo externo *ce* es mucho más extendido en sentido antero-posterior que el interno, un poco convexo en la misma dirección y se enangosta gradualmente hacia atrás, formando su borde externo una línea oblicua como en el astrágalo de los gravigrados antiguos. El cóndilo interno *ci* es muy corto y muy convexo, levantándose en forma de apófisis odontoides como en los gravigrados más recientes. La

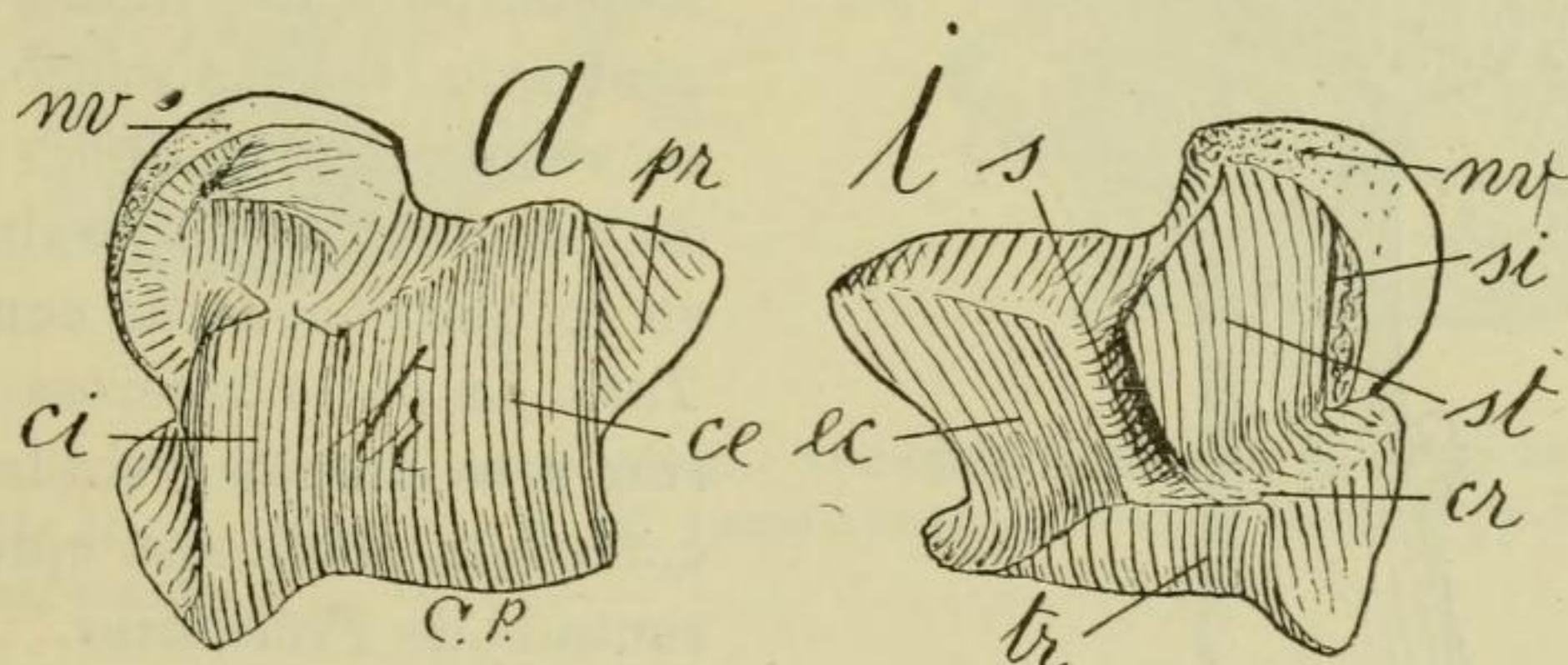


Fig. 62. *Utaetus buccatus* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{2}{1}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

cabeza articular es bastante larga pero muy oblicua. En la cara inferior no se ve más que una superficie articular continua *ec* + *st*, que forma una fuerte convexidad en la parte correspondiente á la región sustentacular, siendo al contrario cóncava en la parte correspondiente á la región ectal; esta faceta articular única está separada de la superficie articular escafoidal por una ranura en arco de círculo, mientras que hacia atrás termina al pie de la cresta transversal descendente *cr* que en este género es poco acentuada.

El más antiguo astrágalo de armadillo que me sea conocido es el de *Utaëtus buccatus* del cretáceo superior del Chubut (fig. 62). En su conformación general el mayor parecido es con el de *Proëutatus*. Las dos facetas articulares inferiores son completamente distintas; el canal *s* que las divide (surco del seno del tarso) es ancho, profundo y en su posición longitudinal primitiva. Las facetas mencionadas *ec*, *st* terminan atrás en la cara anterior de la cresta transversal descendente *cr*. La faceta sustentacular *st* es de gran tamaño y se prolonga adelante hasta el borde de la superficie articular *nv* para el escafoides, pero sobre el lado interno ambas superficies están separadas por un pequeño surco ligamental interno *si*, angosto y poco profundo.

El calcáneo de la misma especie (fig. 63) presenta con el de *Proëutatus* las mismas relaciones que el astrágalo; las dos facetas

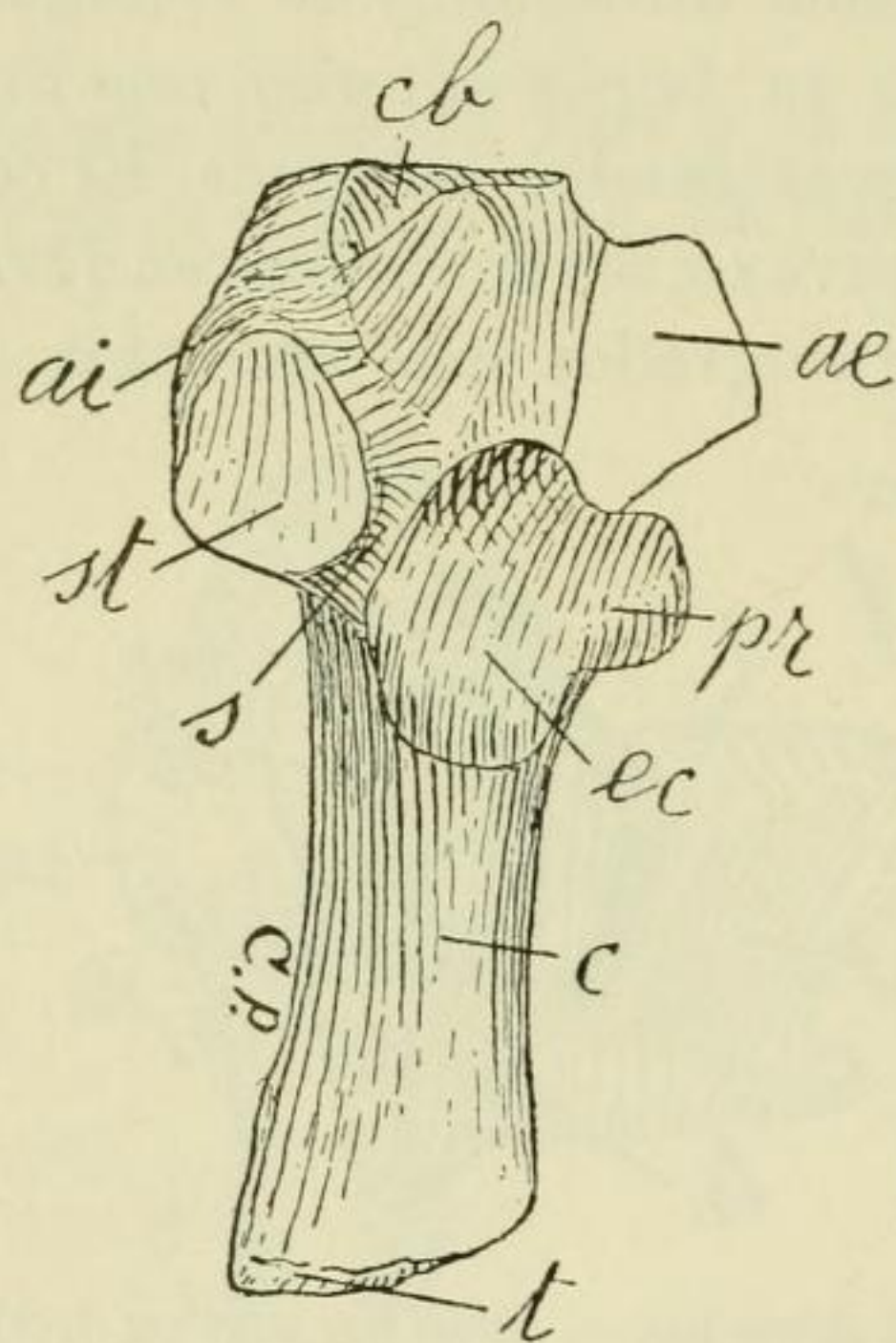


Fig. 63. *Utaëtus buccatus* Amgh. Calcáneo derecho, visto de arriba, aumentado $\frac{2}{1}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

articulares, ectal *ec* y sustentacular *st* están separadas por el surco *s* del seno del tarso y la faceta ectal *ec* se continua sin solución de continuidad con la faceta articular peroneal *pr*. El cuerpo *c* del hueso es, al contrario, muy distinto, pues en vez de deprimido es elevado y comprimido lateralmente, en lo que concuerda con el de *Tatu*. La parte tuberosa posterior *t* es simple y sin la gran corredera tendinosa que presenta el de *Proëutatus*.

Todos los astrágalos de dasipídeos del mismo horizonte y de todas las formaciones más recientes hasta la base del terciario neogeno, presentan invariablemente las dos facetas articulares inferiores separadas. Luego es evidente, que también en este grupo la faceta astragalar inferior única no es un carácter primitivo, sino un carácter de especialización adquirido en época relativamente muy reciente.

En los demás edentados, sólo he observado la fusión de las dos facetas inferiores del astrágalo en un representante del suborden

de los gravigrados; es este el género *Myloodon* de la formación pampeana.

En los grandes gravigrados de los últimos tiempos terciarios, el astrágalo se distingue por el cóndilo interno de la troclea que se ha vuelto corto, muy convexo y muy elevado levantándose sobre el nivel del cóndilo externo en forma de apófisis odontoides. Esta forma particular de astrágalo encuéntrase ya en algunos gravigrados eocenos que se colocan en la línea antecesora de algunos de los géneros de la formación pampeana. Un ejemplo notable nos lo ofrece el género santacrucense *Prepothorium* que es un lejano antecesor del género pampeano *Megatherium*. El astrágalo de *Prepothorium* (fig. 64) es casi una reproducción en miniatura del de *Me-*

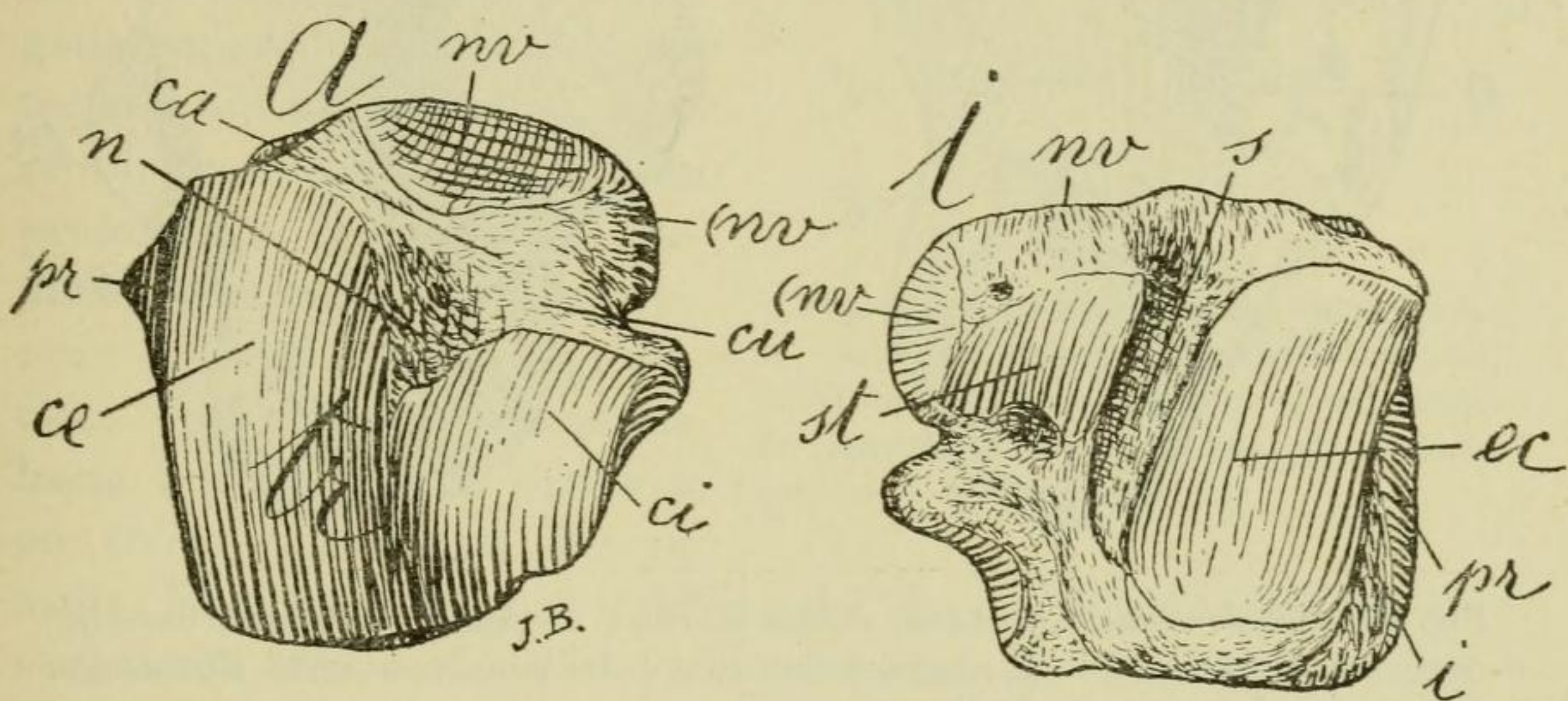


Fig. 64. *Prepothorium potens* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior de Patagonia (santacrucense).

gatherium del cual sólo se distingue por la superficie de articulación con el peroné que ocupa toda la cara externa, mientras que en el de *Megatherium* la superficie articular peroneal es pequeña y constituye una faceta plana colocada en la parte anterior de la cara externa. En la cara inferior, las dos superficies de articulación para el calcáneo, la ectal *ec* y la sustentacular *st*, están separadas por el surco *s* del seno del tarso que tiene la forma de un canal ancho y muy profundo.

Esta última conformación es idéntica en todos los gravigrados conocidos, con la única excepción de *Myloodon*. En el astrágalo de

este género (fig. 65) no se ve ningún vestigio del surco del seno del tarso y las dos facetas inferiores *ec*, *st* forman una sola cara articular de superficie cóncava. Esta superficie se une hacia adelante con otra superficie articular convexa *cb* destinada al cuboides y de la cual está separada por una cresta redondeada. Detrás de la cara articular cuboidal, la superficie articular calcaneal única se enangosta á causa de dos escotaduras opuestas *e*) y (*e* que corresponden á las

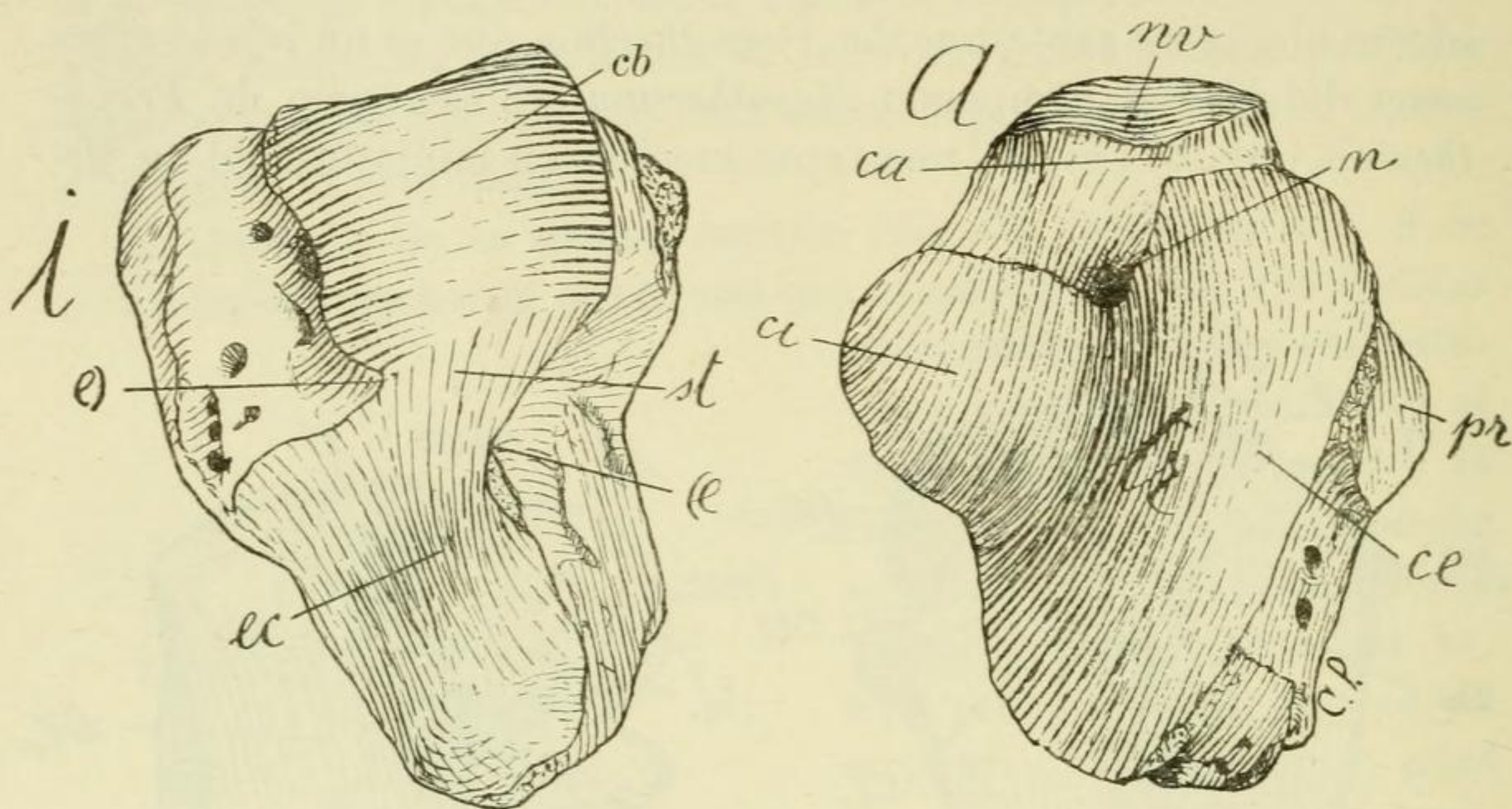


Fig. 65. *Mylodon (Pseudolestodon) debilis* H. Gerv. et Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, reducido á $\frac{1}{2}$ del tamaño natural. Formación pampeana de la provincia de Buenos Aires.

dos entradas anterior y posterior del surco del seno del tarso. Estas escotaduras demuestran también que la parte *st* de la superficie articular única que corresponde á la faceta sustentacular se ha reducido de una manera extraordinaria, habiendo aumentado en la misma proporción el tamaño de la parte *ec* correspondiente á la faceta ectal. También se observa que la superficie articular correspondiente á las dos facetas, en vez de desarrollarse sobre una línea transversal que es la posición normal, se encuentra en dirección longitudinal.

En el calcáneo de este mismo género (fig. 66) no se observa igualmente más que una sola superficie articular *ec*, *st* que se extiende de adelante hacia atrás; esta superficie es un poco convexa en el medio y se ensancha gradualmente hacia adelante, continuán-

dose después hacia abajo con la faceta articular cuboidal, de la que está separada por una colina redondeada.

En la línea de los milodontes, el más lejano antecesor conocido es *Lymodon perfectus*. Por la conformación del pie se conoce que este género ha tomado origen en un representante de la familia de los *Megalonychidae*. El astrágalo (fig. 67) se distingue del de *Mylo-*
don por ser considerablemente más bajo, por la cabeza articular *ca* más grande, más prolongada, separada del cóndilo interno *ci* por un cuello bien aparente y por la troclea *tr* más prolongada hacia atrás; esta última es además bastante convexa en sentido antero-posterior, regularmente excavada hacia adelante, pero convexa en todas direcciones hacia atrás. El cóndilo interno *ci* difiere del de los *Megalonychidae* por ser mucho más corto y elevado en forma de tuberosidad odon-

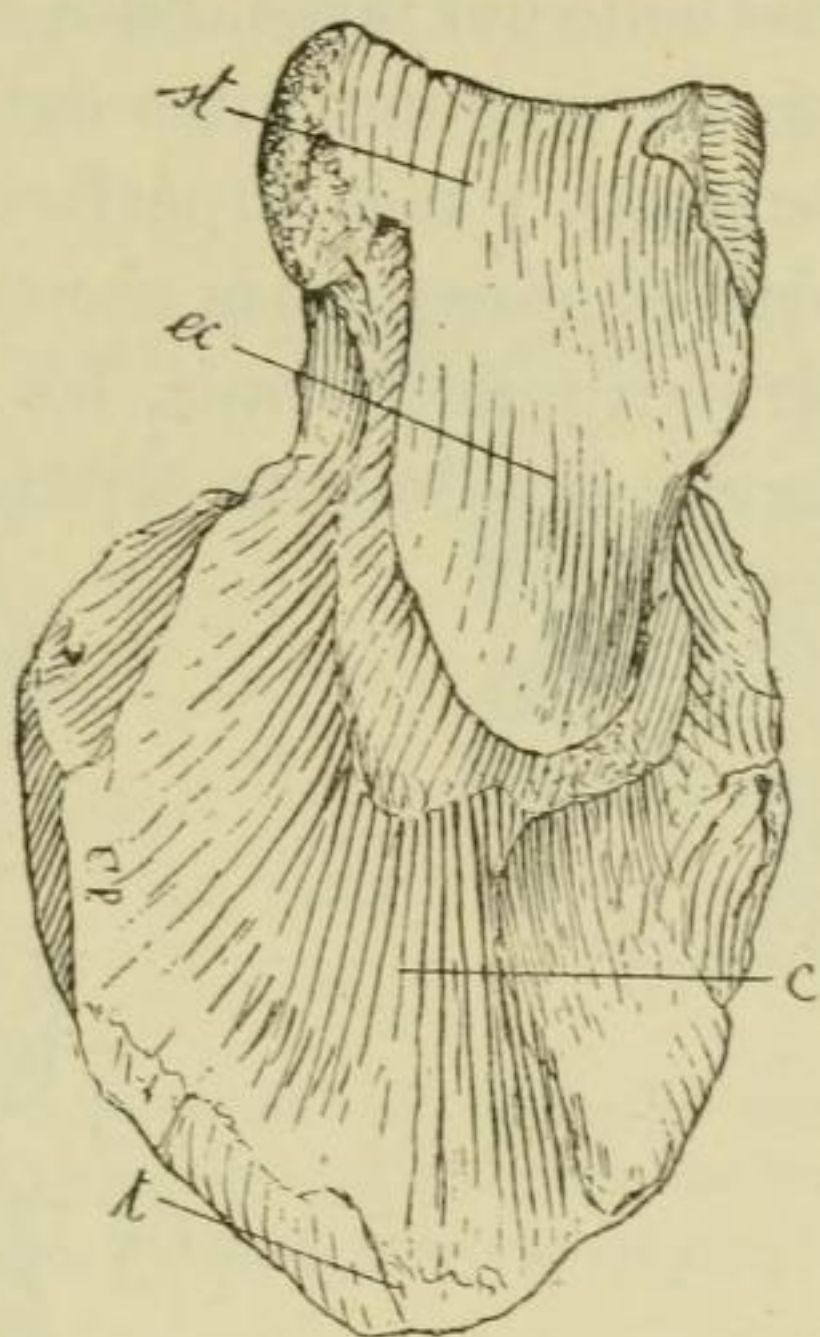


Fig. 66. *Mylodon (Pseudolestodon) debilis* H. Gerv. et Amgh. Calcáneo derecho, visto de arriba, reducido á $\frac{1}{3}$ del tamaño natural. Formación pampeana de la provincia de Buenos Aires.

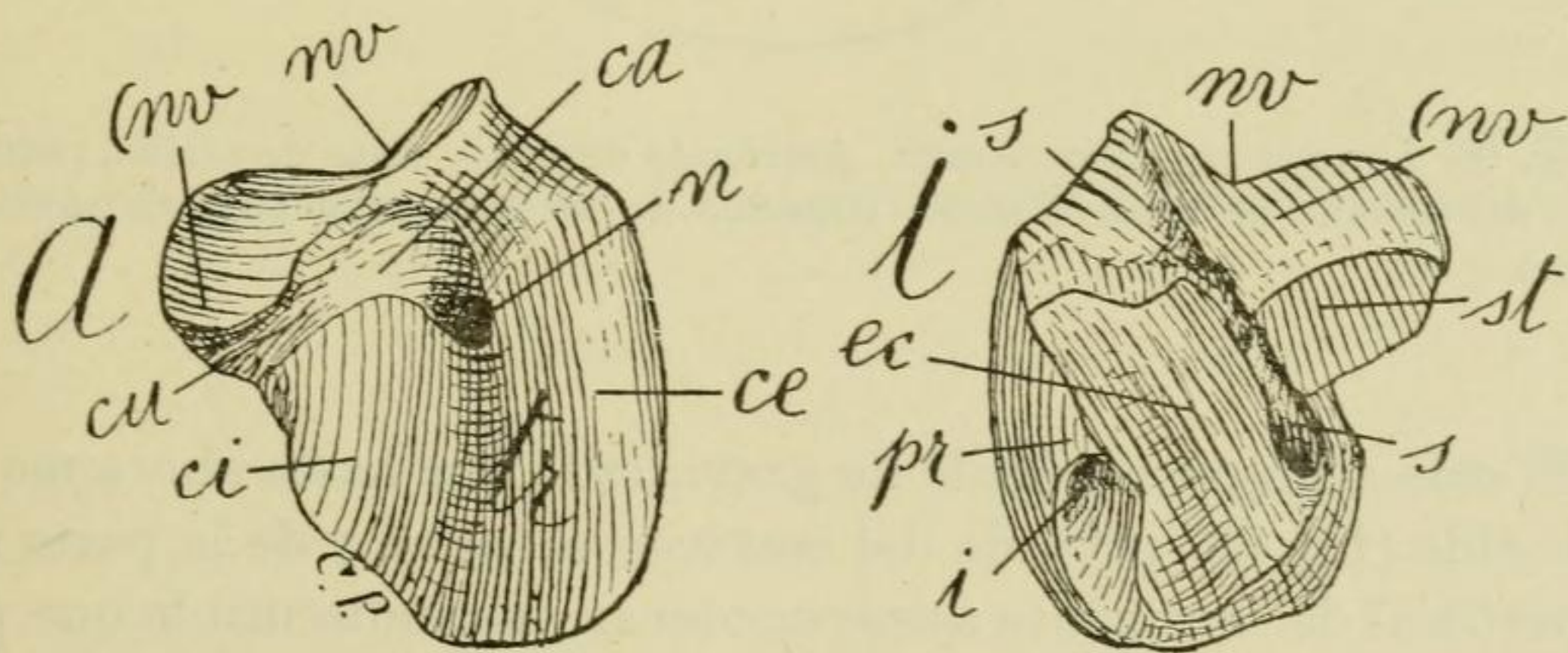


Fig. 67. *Lymodon perfectus* Amgh. Astrágalo derecho, *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior de la Patagonia austral (santacrucense).

toides, pero no en un grado tan pronunciado como en *Mylodon*. La superficie articular *pr* para el peroné ocupa todo el costado

externo en lo que se distingue del de *Myloodon* en la misma forma que el de *Prepothorium* se distingue del de *Megatherium*. En la cara inferior las dos facetas aparecen bien separadas por el surco s del seno del tarso. Esta misma separación se observa sobre las facetas correspondientes del calcáneo (fig. 68), pero el surco s es más angosto y más superficial.

Sobre el género más reciente de la misma línea, el *Promylodon* del terciario del Paraná, las dos facetas inferiores del astrágalo se conservan igualmente separadas.

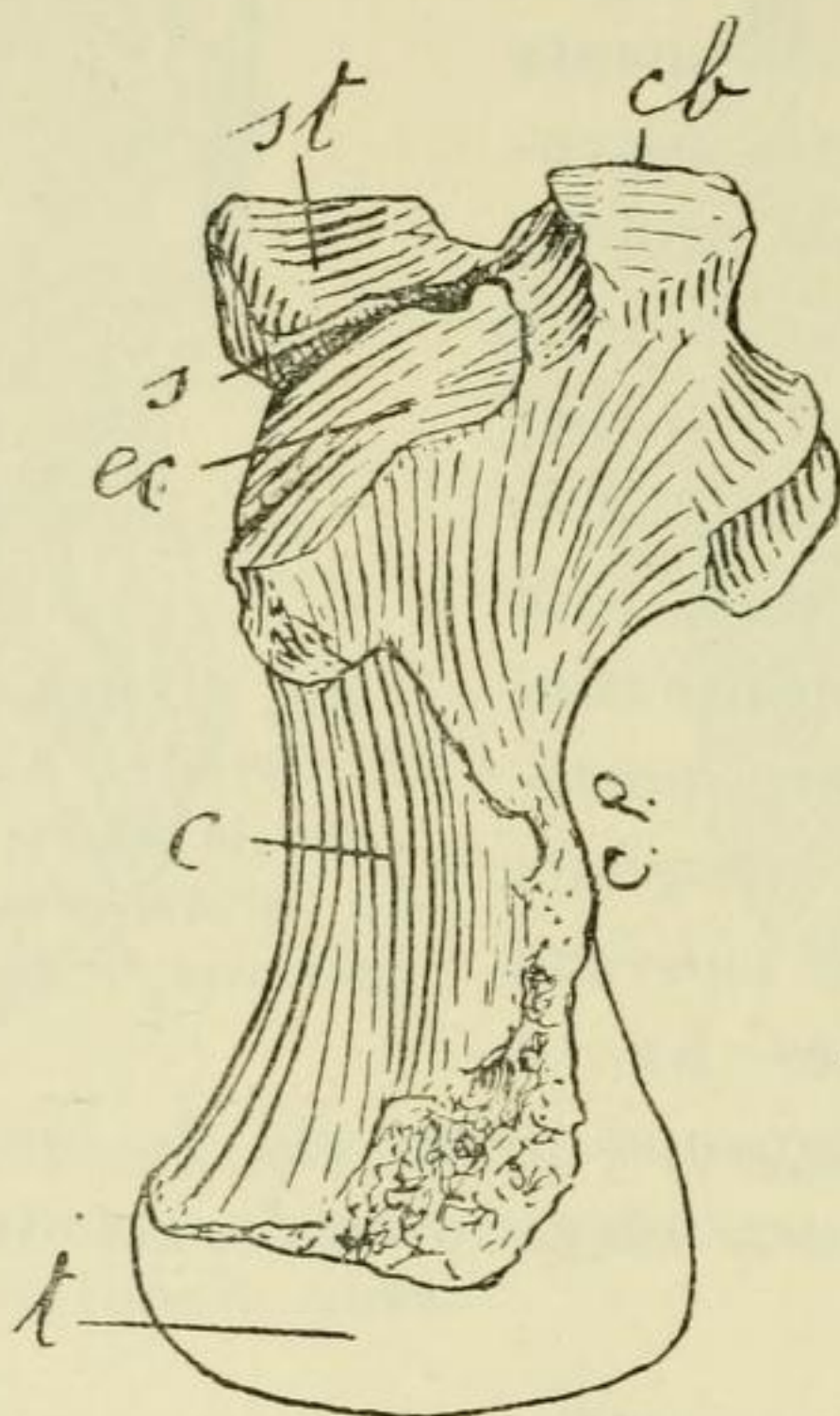


Fig. 68. *Lymodon perfectus* Amgh. Astrágalo derecho, visto de arriba, reducido a $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior de la Patagonia austral (santacrucense).

El más antiguo astrágalo de gravigrado que hasta ahora me sea conocido (fig. 69) procede del cretáceo superior y de la parte más superficial del horizonte astraponotense. Es indiscutible que procede de un género distinto de todos los demás conocidos, distinguiéndose fácilmente por el largo considerable de la troclea y su enangostamiento posterior; por el cóndilo interno que se encuentra al mismo nivel que el externo; por el gran tamaño de la cabeza articular, pero sobre todo por ser extraordinariamente bajo, apareciendo como aplastado. En la cara inferior las dos facetas no sólo

aparecen distintas sino que el surco que las separa es de un ancho mayor que en los géneros más recientes.

Puede pues considerarse como un hecho absolutamente cierto que en los gravigrados la fusión de las dos facetas articulares in-

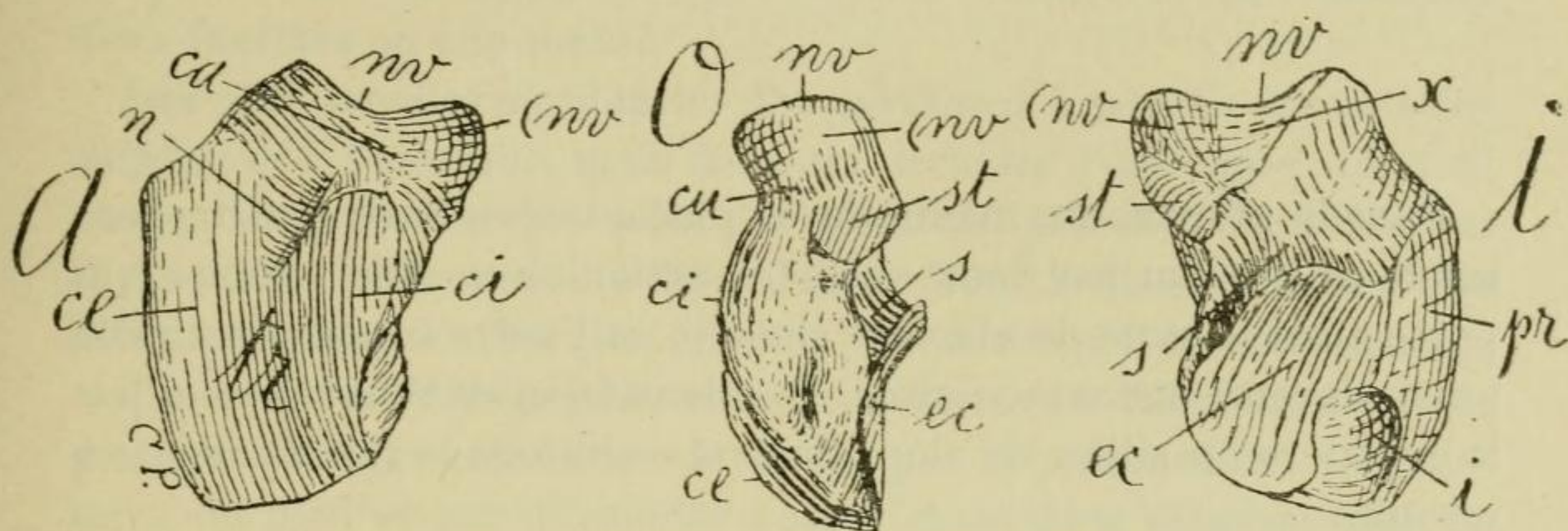


Fig. 69. *Proplatyarthrus longipes*¹. Astrágalo izquierdo, *a*, visto de arriba; *i*, visto de abajo; *o*, visto por el lado interno, reducido a $\frac{4}{5}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (astraponotense, parte la más superior).

feriores del astrágalo de *Myiodon* y *Pseudolestodon* es un carácter adquirido en una época muy reciente.

Luego, en todos los mamíferos, la presencia de una sola faceta articular en la cara inferior del astrágalo, indica un alto grado de especialización, y en cada caso particular, la existencia segura de antecesores de la misma línea con las dos facetas articulares separadas.

¹ *Proplatyarthrus longipes*, n. gen. n. sp. Tipo: el ejemplar acá figurado.

RÉSUMÉ.

Dans la plupart des mammifères placentaires, l'astragale repose sur le calcanéum par deux surfaces articulaires, une externe qui porte aussi le nom de «facette ectale», et l'autre interne, nommée aussi «facette sustentaculaire». Ces deux facettes sont séparées par la gouttière ou sillon du sinus du tarse qui loge le ligament inter-osseux.

D'après l'opinion dominante en zoologie depuis trois quarts de siècle, les marsupiaux se distingueraient des placentaires par leur astragale qui repose sur le calcanéum par une seule face articulaire, ce caractère étant considéré comme primitif.

Dernièrement, en m'occupant de l'étude de la perforation astragalienne¹, j'ai examiné un très grand nombre d'astragales de tous les ordres de mammifères, et j'ai remarqué que ce caractère ne se trouve pas chez tous les marsupiaux et qu'au contraire on le rencontre sur beaucoup de placentaires. En outre j'ai trouvé que la surface articulaire inférieure unique de l'astragale, bien loin d'être un caractère primitif, est au contraire un caractère indiquant un très haut degré de spécialisation, puisque cette surface unique est le résultat de la fusion en une seule des deux facettes primitivement isolées.

Dans les sarcobores placentaires on peut prendre comme type de l'astragale à deux facettes celui de *Smilodon*. *Dasyurus* présente le type parfait de sarcobore marsupial avec une seule facette articulaire, dont pourtant les différentes parties correspondent exactement aux deux facettes de *Smilodon* et de la généralité des placentaires. A la facette unique de l'astragale de *Dasyurus* et à la double facette de l'astragale de *Smilodon*, correspond un calcanéum avec une facette articulaire supérieure, unique chez *Dasyurus* et double chez *Smilodon*.

¹ AMEGHINO F. *La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo*, en *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, ser. 3^a, t. IV, pp. 349 á 460, a. 1905.

Sur le bord postérieur de la facette unique du calcanéum de *Dasyurus*, on voit un vestige du sillon du sinus du tarse qui, dans les placentaires, sépare les deux facettes articulaires.

Est-ce le commencement de la division en deux de la facette unique ou est-ce au contraire le dernier vestige de la fusion des deux facettes en une seule?

Les plus proches parents des *Dasyuridae* d'Australie sont les *Didelphyidae* d'Amérique, mais dans ces derniers l'astragale, tout en ressemblant beaucoup à celui des premiers, présente deux facettes articulaires inférieures au lieu d'une. Donc la facette articulaire inférieure unique n'est pas un caractère distinctif des marsupiaux.

En outre les *Didelphyidae* et leurs ancêtres les *Microbiotheriidae*, par leur plus grand nombre de dents, par la présence du doigt interne du pied et par plusieurs autres caractères représentent un type plus primitif et moins spécialisé que celui des *Dasyuridae*; ils sont aussi d'une bien plus haute antiquité géologique et les *Dasyuridae* n'en sont que les descendants plus spécialisés. Cela nous porte à croire que la présence des deux facettes caractéristiques des didelphydés soit un caractère primitif et que la facette articulaire unique des dasyuridés soit au contraire une acquisition récente au moyen de la fusion des deux facettes primitives.

En étendant ces recherches aux autres groupes de mammifères, cette conclusion résulte évidente. Ni en Europe ni dans l'Amérique du Nord on n'a encore trouvé aucun carnivore ou insectivore fossile ni vivant, ni aucun créodonte, ni aucun marsupial avec un astragale pourvu d'une seule facette articulaire inférieure. Dans l'Argentine, les différents groupes de carnassiers réunis sous le nom collectif de *Sparassodonta* sont encore plus voisins des dasyuridés que les créodontes, et malgré ce rapprochement, tous possèdent un astragale avec deux facettes articulaires inférieures. Les *Microbiotheriidae*, qui sont les ancêtres des *Didelphyidae* et de tous les autres sarcobores (les dasyuridés inclus), présentent aussi les deux facettes articulaires distinctes. La facette articulaire inférieure unique des dasyuridés est donc certainement une acquisition récente produite par la fusion des deux facettes primitives.

Dans la grande division des *Diprotodonta* on ne trouve la surface articulaire unique que dans les grandes espèces de kangourou de notre époque, mais sur les bords antérieur et postérieur de cette surface articulaire on peut encore voir les vestiges de l'ancienne division, tandis que chez les espèces de moindre taille les facettes articulaires se conservent encore distinctes.

Chez tous les rongeurs, aussi bien actuels que fossiles, les deux facettes articulaires inférieures de l'astragale sont également bien séparées.

Les diprotodontes éteints d'Amérique ont aussi un astragale à deux facettes articulaires séparées. En outre, l'étude de l'astragale et du calcanéum de ces animaux prouvent que les diprotodontes paucituberculés de l'Argentine (*Garzonidæ*, *Epanorthidæ*, *Coenolestidæ*) sont bien les ancêtres des diprotodontes australiens, résultat auquel on était déjà arrivé par l'étude de la denture, du crâne et des autres parties du squelette.

On observe aussi une facette articulaire inférieure unique sur l'astragale de plusieurs groupes de placentaires, mais il en est comme dans le cas des marsupiaux, c'est-à-dire qu'on n'est pas en présence d'un caractère primitif, mais au contraire d'une spécialisation plus ou moins récente.

Parmi les ongulés, le grand sous-ordre des artiodactyles se distingue par un astragale d'une forme spéciale (forme en *osselet*) et avec une seule surface articulaire qui occupe presque toute la face inférieure. En avant il est diplarthre comme chez les périssodactyles, c'est-à-dire qu'il présente une double facette articulaire, pour le scaphoïde et pour le cuboïde à la fois.

Un examen attentif de l'astragale et du calcanéum des *Artiodactyla* et de *Perissodactyla* prouve que ces deux sous-ordres ne peuvent pas descendre l'un de l'autre et que la diplarthrie a été acquise indépendamment. Le diplarthrisme fait défaut dans le groupe plus ancien des condylarthres, et en étendant la comparaison au tarse de ces trois groupes, on trouve que les *Artiodactyla* et les *Perissodactyla* ont pris origine quoique indépendamment dans les *Condylarthra*.

Pour ce qui regarde l'astragale et le calcanéum, les *Proterotheriida* représentent un type intermédiaire entre les *Condylarthra* et les *Artiodactyla*, et il est certain que ces derniers ont pris origine dans la même souche d'où s'est détachée la branche qui conduit aux protérothères.

D'une comparaison du tarse des artiodactyles avec celui des protérothères et des anciens condylarthres, il résulte que la face articulaire inférieure unique de l'astragale des artiodactyles n'est pas le résultat de la fusion des deux facettes primitives comme nous avons vu qu'il en est ainsi dans les groupes précédemment étudiés.

Dans l'astragale des *Artiodactyla* la face articulaire inférieure représente la facette articulaire interne ou sustentaculaire qui

a occupé graduellement toute la face inférieure de l'os, tandis que la facette externe ou ectale, déplacée par l'interne, a passé sur le côté externe; il en résulte que la facette ectale, d'inférieure qu'elle était, est devenue latérale. Malgré cette disposition, les deux facettes ectale et sustentaculaire de l'astragale se sont fusionnées dans la plupart des ruminants en constituant une seule surface articulaire qui, de la face inférieure, tourne sur le coin de l'os et passe à la face externe. Dans la plupart des artiodactyles omnivores ou bunodontes, les deux facettes articulaires restent au contraire séparées, la sustentaculaire occupant tout le côté inférieur, et l'ectale étant limitée à un petit espace du côté latéral externe; sur la partie inférieure de cette face latérale persiste le sillon du sinus du tarse.

Le *Pyrotherium Sorondoi* du crétacé le plus supérieur de Patagonie et appartenant au sous-ordre des proboscidiens est le plus ancien ongulé et le plus ancien des mammifères qui possède un astragale avec une seule facette articulaire inférieure. Mais, cet animal étant le plus spécialisé et le dernier représentant de cette ligne dans l'Argentine, il est tout naturel de croire qu'on est en présence d'un caractère acquis par la fusion des deux facettes primitives. Cette déduction est confirmée par le fait de la persistance d'un petit vestige du sillon du sinus du tarse, et aussi par le fait encore plus important, que tous les condylarthres ont les deux facettes de l'astragale séparées. Les *Pyrotheriidae* et les *Carolozittelidae* représentant une branche excessivement spécialisée des anciens condylarthres de Patagonie, il est tout clair que la face articulaire inférieure unique de l'astragale du *Pyrotherium Sorondoi* doive être un caractère acquis.

Il est curieux d'apprendre que quelques espèces de *Mastodon* de l'Argentine avaient un astragale avec une tendance manifeste vers la forme de celui du *Pyrotherium*.

Dans le sous-ordre des *Amblypoda* le même fait se répète. Chez toutes les formes du crétacé et de l'éocène de l'Argentine, les deux facettes articulaires inférieures de l'astragale restent complètement séparées, et il en est de même de la plupart des coryphodontidés de l'éocène ancien de l'Amérique du Nord. Ce n'est que dans les formes plus récentes, plus gigantesques et très spécialisées, comme le *Uintatherium*, par exemple, qu'on observe la fusion des deux facettes pour constituer une seule surface articulaire.

Parmi les ongulés de notre époque, à part les artiodactyles, il n'y a qu'un seul mammifère qui ait un astragale avec une seule

facette articulaire inférieure : c'est le petit *Procavia* (*Hyrax* antea); mais sur les bords de cette facette articulaire unique, des vestiges du sillon du sinus du tarse restent encore et prouvent que dans ce cas aussi on est en présence de la fusion des deux facettes primitives. Les astragales des plus anciens hyracoïdes connus, comme ceux d'*Oldfieldthomasia* du crétacé supérieur de Patagonie, ressemblent beaucoup à ceux des hyracoïdes vivants, mais les deux facettes articulaires inférieures restent toujours distinctes.

Enfin, on a encore observé une facette articulaire inférieure unique sur plusieurs édentés de différents groupes mais toujours sur des genres actuels ou des derniers temps géologiques, tandis que les genres plus anciens ont invariablement les deux facettes séparées.

On trouve, par exemple, la facette articulaire unique sur l'astragale du genre pampéen *Eutatus*, mais chez son ancêtre *Proëutatus* du santacruzeen les deux facettes restent séparées.

Dans la famille de *Tatuidae*, le genre actuel *Tatu* ne montre aussi qu'une seule surface articulaire inférieure, mais dans le genre fossile *Propaopus*, cette surface est divisée en deux dans la disposition normale.

Parmi les gravigrades on trouve la fusion des deux facettes dans les genres pampéens *Myiodon* et *Pseudolestodon*, tandis que les genres plus anciens de la même ligne, le *Lymodon* du santacruzéen et le *Promyiodon* du tertiaire de Paraná, ont les deux facettes bien distinctes.

Chez tous les édentés connus du tertiaire le plus ancien et du crétacé supérieur, qu'ils soient des groupes des dasypodes, des glyptodontes ou des gravigrades, la présence des deux facettes articulaires inférieures de l'astragale est constante.

On doit donc considérer comme un fait absolument certain que, chez les mammifères, la forme d'astragale qui repose sur le calcaneum par deux facettes articulaires inférieures représente la conformation primitive.

La facette articulaire unique est au contraire le résultat d'une spécialisation plus ou moins récente, et dans chaque cas en particulier, la présence de ce caractère indique l'existence certaine d'ancêtres de la même ligne avec les deux facettes articulaires séparées.
